

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

MICHELINE BERTRAND

FAUNE PARASITAIRE, MORPHOLOGIE ET CONTENUS  
STOMACaux COMME INDICATEURS DES HABITATS UTILISÉS  
PAR L'OMBLE DE FONTAINE, *SALVELINUS FONTINALIS*

JANVIER 2004

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

## AVANT-PROPOS

Le présent document s'inscrit conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs permettant de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise de recherche en Sciences de l'environnement sous forme d'article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur et mon co-directeur de recherche, les Dr Pierre Magnan et David J. Marcogliese, qu'un article issu de ce projet sera soumis à un périodique scientifique. Le présent mémoire comprend la version française de cet article (chapitre 1), précédée du document réalisé dans le cadre du cours *Séminaire I : Présentation du projet de recherche* (ECL-6005), contenant l'exposé de la problématique ainsi qu'une rétrospective de la littérature relative à l'utilisation de la faune parasitaire en tant qu'indicateur biologique.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier les nombreuses personnes qui ont contribué de façon directe ou indirecte à la réalisation de ce projet. Je remercie en premier lieu mon directeur de recherche, le Dr Pierre Magnan, pour son soutien et son encouragement constant ainsi que pour sa grande disponibilité et ses commentaires judicieux. Je remercie également mon co-directeur, le Dr David J. Marcogliese, du Centre St-Laurent d'Environnement Canada, de m'avoir fait profiter de son expérience et de m'avoir permis d'acquérir des connaissances en parasitologie. Je remercie de plus les Drs Andrea Bertolo et Daniel McLaughlin d'avoir accepté d'être membres de mon comité d'encadrement.

J'aimerais remercier les responsables du Parc National de la Mauricie qui ont permis la réalisation de ce projet, dont M. Albert van Dijk, Chef du Service de la Conservation des ressources. Je remercie tout spécialement le biologiste Michel Plante pour sa précieuse contribution à ce projet. Merci également au biologiste Steven Bouchard pour sa participation à la campagne d'échantillonnage. Je tiens à adresser des remerciements particuliers à Véronique Dugré pour son application, sa grande patience et son travail soutenu pendant les interminables dissections ainsi qu'à Étienne Drouin et Marie-Pierre Bertrand. Leur implication, leur souci du travail bien fait et leur bonne humeur ont allégé considérablement ma tâche de travail. Merci à Marc Bergeron qui m'a fait profiter de son expérience dans les dissections et l'extraction des parasites.

Je remercie toute l'équipe du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques. La solidarité et l'entraide qui existent parmi les membres du laboratoire sont inestimables. Merci à Raphaël Proulx, professionnel de recherche au Laboratoire de

recherche sur les communautés aquatiques, pour ses conseils concernant les analyses statistiques. Merci également aux professeurs du module de biologie pour leur disponibilité et leur attention.

Je veux remercier les personnes et organismes qui m'ont appuyé financièrement pendant la réalisation de ma maîtrise, soit mon directeur le Dr Pierre Magnan, le Parc National de la Mauricie, le Fond pour la Formation de chercheurs et d'aide à la recherche (FCAR) et l'Université du Québec à Trois-Rivières (Bourse d'études supérieures).

Finalement, je remercie mes enfants Louis, Romi et Daphné. Leur autonomie et leur compréhension m'ont permis d'accorder tout le temps requis à la réalisation de ce projet. Merci à Gilbert de me rendre la vie aussi belle.

## TABLE DES MATIÈRES

Avant-propos .....	ii
Remerciements .....	iii
Table des matières .....	v
Liste des Figures .....	vii
Liste des Tableaux .....	ix
Liste des Annexes .....	xi
Introduction générale .....	1
Problématique .....	1
Rétrospective de la littérature .....	6
Spécialisation et faune parasitaire .....	6
Utilisation des parasites comme indicateurs biologiques .....	9
Faune parasitaire de l'omble de fontaine en Mauricie .....	11
Cycle de vie des parasites .....	14
Références de l'introduction générale .....	21
Chapitre 1 .....	34
Abstract .....	35
Résumé .....	36
Introduction .....	37
Méthodologie .....	41
Lacs à l'étude .....	41
Pêche expérimentale .....	41
Détermination d'âge .....	44
Structures morphologiques .....	44

Dissections .....	46
Contenus stomacaux .....	47
Analyses statistiques .....	47
Résultats .....	51
Faune parasitaire des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou .....	51
Comparaisons intra-lacs .....	53
Faune parasitaire .....	53
Morphologie .....	56
Relation entre la faune parasitaire et la morphologie des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles .....	60
Alimentation .....	60
Comparaisons inter-lacs .....	63
Faune parasitaire .....	63
Morphologie .....	63
Relation entre la faune parasitaire et la morphologie des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou .....	67
Alimentation .....	67
Discussion .....	71
Comparaisons intra-lacs .....	73
Comparaisons inter-lacs .....	79
Conclusion .....	84
Références .....	86
Annexe A.....	97

## LISTE DES FIGURES

### CHAPITRE 1

<b>Figure 1</b> : Localisation de neuf des onze descripteurs morphologiques utilisés pour réaliser les analyses statistiques.....	45
<b>Figure 2</b> : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles.....	55
<b>Figure 3</b> : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant les caractères morphologiques des ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles.....	59
<b>Figure 4</b> : Distribution des valeurs canoniques résultant des fonctions discriminantes obtenues avec les variables d'abondance des parasites et les variables morphologiques des ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles.....	61
<b>Figure 5</b> : Distribution de fréquences du pourcentage moyen de proies benthiques et pélagiques retrouvées dans les estomacs des ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	62



**Figure 6 :** Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou..... 65

**Figure 7 :** Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant les variables morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou..... 69

**Figure 8 :** Distribution des valeurs canoniques résultant des fonctions discriminantes obtenues avec les variables d'abondance des parasites et les variables morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou..... 70

## LISTE DES TABLEAUX

### INTRODUCTION GÉNÉRALE

<b>Tableau 1</b> : Parasites retrouvées chez les ombles de fontaine des études de Dubois <i>et al.</i> (1996) et Bergeron <i>et al.</i> (1997).....	15
<b>Tableau 2</b> : Hôtes intermédiaires et définitifs connus, nécessaires aux parasites pour compléter leur cycle de vie.....	16
<b>Tableau 3</b> : Certains aspects du cycle de vie des parasites susceptibles d'être retrouvés dans la présente étude.....	18

### CHAPITRE 1

<b>Tableau 1</b> : Caractéristiques physiques et chimiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	42
<b>Tableau 2</b> : Caractéristiques physiques et chimiques des strates thermiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	43
<b>Tableau 3</b> : Prévalence des parasites infestant les ombles de fontaine provenant des zones littorales et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	52
<b>Tableau 4</b> : Résultats des analyses de fonctions discriminantes comparant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	54

<b>Tableau 5 :</b> Résultats des tests de Mann-Whitney comparant les abondances de <i>Echinorhynchus lateralis</i> et <i>Salmincola edwardsii</i> chez les ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	57
<b>Tableau 6 :</b> Résultats des analyses de fonction discriminantes comparant les caractères morphologiques des ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	58
<b>Tableau 7 :</b> Résultats de l'analyse de fonctions discriminantes comparant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	64
<b>Tableau 8 :</b> Résultats des tests de Man-Whitney comparant les abondances de <i>Echinorhynchus lateralis</i> et <i>Salmincola edwardsii</i> chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	66
<b>Tableau 9 :</b> Résultats de l'analyse de fonctions discriminantes comparant les caractères morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	68
<b>Tableau 10 :</b> Parasites retrouvés dans les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou ainsi que leur hôte définitif et le ou les hôtes intermédiaires requis pour compléter leur cycle de vie.....	72

**LISTE DES ANNEXES**

<b>Annexe A</b> : Biologie des parasites infestant les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.....	97
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### Problématique

La compétition est connue comme étant une des forces évolutives générant la diversification écologique (Schluter et McPhail 1992; Robinson et Wilson 1994; Schluter 1996), son intensité pouvant être réduite par l'adoption de comportements divergents qui élargissent la niche écologique (Futuyma et Moreno 1988; Schluter 1996). De nombreux lacs postglaciaires de l'hémisphère nord présentent les conditions environnementales favorisant, chez les poissons, l'apparition d'une divergence dans l'utilisation de la ressource soit : une diversité réduite d'espèces compétitrices et la présence de deux habitats distincts, un en zone littorale et un en zone pélagique (Robinson et Wilson 1994). Cette combinaison de facteurs mène souvent à l'apparition d'un polymorphisme trophique où les différentes formes sont mieux adaptées à exploiter un des deux habitats (Revu dans Robinson et Parsons 2002).

Chez certaines espèces de poissons, les différences entre les formes sont évidentes. Citons le cas de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, qui affiche un polymorphisme contrastant dans certaines régions (Hindar et Jonsson 1982; Frandsen *et al.* 1989; Jonsson et Jonsson 2001). Les formes varient autant au niveau de leur taille, coloration (Hindar et Jonsson 1982) et structures morphologiques (Jonsson et Jonsson 2001) qu'au niveau de leurs habitudes alimentaires (Hindar et Jonsson 1982; Jonsson et Jonsson 2001). Toutefois, chez d'autres espèces, ces différences morphologiques, bien que présentes, sont moins apparentes. Par exemple, chez le crapet arlequin, *Lepomis macrochirus*, des différences subtiles au niveau de la morphologie (Layzer et Clady

1987; Ehlinger et Wilson 1988) et du comportement de nage (Ehlinger et Wilson 1988) ont été observées et suggèrent une relation entre phénotype et habitat fréquenté. Les individus provenant des herbiers peu profonds de la zone littorale sont plus trapus (Layzer et Clady 1987; Ehlinger et Wilson 1988) et ont des nageoires pectorales plus longues (Ehlinger et Wilson 1988) que ceux provenant de la colonne d'eau. Ils sont ainsi mieux adaptés à exécuter les mouvements précis qu'exige l'exploitation de cet habitat.

L'omble de fontaine est une espèce reconnue comme étant généraliste et opportuniste (Power 1980), se nourrissant d'une grande variété d'organismes (Scott et Crossman 1974). De nombreuses études ont toutefois démontrées qu'il pouvait y avoir spécialisation alimentaire à l'intérieur d'une population. Bryan et Larkin (1977) ont observé, à partir de l'analyse de contenus stomacaux d'ombles de fontaine vivant en ruisseau et en étang, que le type de proies sélectionnées par les individus était caractéristique à chaque individu. Par la suite, McLaughlin *et al.* (1999) rapportaient qu'une telle spécialisation pouvait aussi avoir lieu chez des jeunes de l'année vivant en ruisseau. Certains étaient sédentaires et s'alimentaient de crustacés vivant au fond de l'eau tandis que d'autres étaient plus actifs et se nourrissaient principalement d'insectes aquatiques. Une spécialisation dans l'utilisation de la ressource semble aussi être présente chez l'omble de fontaine habitant certains lacs du bouclier canadien. Venne et Magnan (1995) avaient observé qu'au lac Bondi, les jeunes de l'année étaient spatialement divisés en deux groupes, un localisé dans la zone littorale d'une profondeur de 0 à 2 m et l'autre dans la zone profonde de 3 à 6 m. Par la suite, une étude réalisée aux lacs Épervier et Ledoux où des ombles de fontaine étaient suivis par télémétrie

(Bourke *et al.* 1997) avait révélée des variations individuelles dans l'utilisation de l'habitat. Cinquante pour cent des individus fréquentaient de façon plus assidue la zone littorale, 18% la zone pélagique et 32% fréquentaient autant une zone que l'autre. Ces préférences individuelles étaient également associées à des différences morphologiques. Les nageoires pectorales des individus considérés comme benthiques et généralistes étaient plus longues que celles des individus pélagiques. De plus, des différences de coloration avaient été observées. La partie inférieure de la robe des individus benthiques et généralistes était gris-argenté alors que celle des individus pélagiques était rouge. Les auteurs attribuaient ces différences de coloration au fait que les individus pélagiques avaient une alimentation plus riche en zooplancton, donc plus riche en caroténoïdes, que les individus benthiques et généralistes (Bourke *et al.* 1997). Ces patrons de spécialisation interindividuelle dans l'utilisation de l'habitat ont également été retrouvés lors de l'analyse de contenus stomacaux de 1 788 ombles de fontaine vivant en allopatrie dans 29 lacs du bouclier canadien. La nourriture de 41% des individus provenait principalement de la zone benthique et celle de 18% des individus provenait presque exclusivement de la zone pélagique (Bourke *et al.* 1999).

Les études de Bourke *et al.* (1997) et de Dynes *et al.* (1999) suggèrent, par ailleurs, qu'il y aurait isolement reproducteur entre les deux groupes. Lors du suivi par télémétrie réalisé par Bourke *et al.* (1997), les émetteurs de neuf ombles de fontaine étaient encore fonctionnels durant la saison de reproduction. Les auteurs ont ainsi pu observer que parmi les trois sites de reproduction visités par les ombles de fontaine, les quatre individus identifiés comme étant pélagiques avaient finalement adopté le même site, celui identifié comme étant un individu benthique en avait choisi un autre et les

trois ombles de fontaine identifiés comme étant des généralistes s'étaient répartis entre les trois sites (Bourke *et al.* 1997). De plus, l'analyse d'ADN microsatellite réalisée par Dynes *et al.* (1999) suggérait qu'il y avait isolement partiel de la reproduction au lac Bondi et qu'elle avait lieu de façon non aléatoire entre les individus littoraux et pélagiques.

Proulx et Magnan (2002) ont comparé expérimentalement la performance physiologique d'ombles de fontaine 1+ provenant des zones pélagique et littorale du lac Ledoux en contraignant les individus des deux groupes à ne se nourrir que de zooplancton pendant plus de deux mois. La comparaison de la composition des tissus des individus des deux formes leur a permis de conclure que les différences de comportement lié à l'alimentation étaient adaptatives puisqu'à la fin de l'étude, la performance physiologique des individus littoraux était moins grande que celle des individus pélagiques. Ils ont également observé que les nageoires pectorales des individus littoraux étaient plus longues que celles des pélagiques (Proulx et Magnan 2002). Dynes *et al.* (1999) avaient observé les mêmes différences morphologiques entre des ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Ledoux.

L'ensemble de ces résultats suggère qu'il y a, chez l'omble de fontaine, spécialisation dans l'utilisation de l'habitat et présence d'un polymorphisme trophique. Le choix d'un habitat peut toutefois être influencé par de nombreux facteurs, tels les fluctuations saisonnières de la ressource ou la taille de l'individu. Chez l'omble chevalier, Hindar et Jonsson (1982) ont observé que la ségrégation d'habitat était prononcée lorsque la ressource se faisait rare et inexistante en période d'abondance de nourriture. Meyer (1989) a observé que, bien qu'il y ait polymorphisme trophique chez



le diable rouge, *Cichlasoma citrinellum*, un cichlidé tropical, la spécialisation alimentaire était plus prononcée lorsque la ressource devenait moins abondante. Un polymorphisme trophique ne signifie pas que les spécialistes passent tout leur temps dans leur habitat respectif. Tous les individus utilisent probablement les deux habitats mais en fréquentent un de façon plus assidue qu'un autre, selon leurs compétences (Wilson *et al.* 1996).

Les contenus stomacaux et les caractères morphologiques sont des indicateurs qui fournissent des informations sur des échelles temporelles différentes : le premier reflète l'alimentation d'un individu pendant les quelques jours qui ont précédé sa capture alors que le deuxième est le reflet d'un processus adaptatif comportemental se développant sur plusieurs générations (Robinson et Wilson 1994). Il peut être intéressant d'utiliser un indicateur qui reflète l'utilisation de l'habitat et les habitudes alimentaires des individus sur une autre échelle temporelle. Les parasites sont utilisés depuis près d'un siècle comme indicateur pour fournir des informations sur la biologie de leurs hôtes (Kabata, 1963; MacKenzie 1987; Williams *et al.* 1992; Arthur, 1997). Plusieurs parasites ont des cycles de vie complexes et dépendent de la présence d'invertébrés et de vertébrés en tant qu'hôtes intermédiaires pour compléter leur cycle de vie. La présence d'une seule espèce de parasite est indicatrice de la présence de ses hôtes intermédiaires et définitifs dans un écosystème. De plus, plusieurs parasites sont transmis via les interactions prédateurs-proies. Ainsi, l'ensemble de la faune parasitaire vivant dans un organisme reflète l'habitat qu'il a fréquenté et les proies qu'il a consommées depuis une période de temps équivalente à la durée de vie des parasites qui l'infestent. Puisque chaque espèce de parasite possède des cycles de vie distincts

nécessitant la présence de différents hôtes, l'examen de l'ensemble des parasites infestant un hôte procure une grande quantité d'information sur son alimentation et son habitat (Arthur 1997; Marcogliese et Cone 1997).

L'objectif premier de ce projet est de vérifier l'hypothèse que la faune parasitaire est un indicateur de la niche trophique de l'omble de fontaine. Les patrons d'infestation devraient refléter le temps passé dans les deux habitats pour se nourrir et, par conséquent, être différents entre les deux formes. Les contenus stomacaux et les caractères morphologiques seront également examinés et viendront compléter les résultats obtenus avec les parasites.

## Rétrospective de la littérature

### Spécialisation et faune parasitaire

La faune parasitaire de l'omble chevalier a été utilisée à plusieurs reprises comme indicateur d'une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat (Frandsen *et al.* 1989; Curtis *et al.* 1995; Knudsen 1995; Knudsen *et al.* 1996; Knudsen *et al.* 1997). Par exemple, Frandsen *et al.* (1989) ont comparé les taux d'infestation des quatre formes distinctes présentes dans le lac Thingvallavatn, en Islande : les petits benthivores, les grands benthivores, les planctivores et les piscivores. Sept espèces de parasites ont été retrouvées dans ces poissons. La prévalence<sup>1</sup> et l'intensité moyenne<sup>2</sup> de toutes les espèces ont différé de façon significative entre les formes qui ont pu être classées en

---

<sup>1</sup> La prévalence est le nombre d'hôtes infestés par au moins un individu d'une espèce de parasite divisé par le nombre d'hôtes examinés et est exprimée en pourcentage (Bush *et al.* 1997)

<sup>2</sup> L'intensité moyenne est le nombre moyen d'individu d'une espèce particulière de parasite par hôte infesté (Bush *et al.* 1997)

deux groupes : (1) les petits et les grands benthivores, infestés de façon importante par les trématodes *Diplostomum* sp. et *Crepidostomum farionis* et (2) les planctivores et les piscivores, fortement infestés par les cestodes *Diphyllbothrium* spp., *Proteocephalus longicollis*, et *Eubothrium salvelini* ainsi que par le nématode *Philonema oncorhynchi*. De plus, les petits benthivores se distinguaient des grands benthivores par leur intensité plus élevée d'infestation par *Diplostomum* sp. Ces résultats coïncidaient avec les connaissances déjà acquises sur l'alimentation et l'habitat de ces différentes formes. Les petits et grands benthivores sont connus pour se nourrir de zoobenthos. Les planctivores quant à eux, se nourrissent du copépode *Cyclops abyssorum*, un hôte intermédiaire des cestodes et du nématode *P. oncorhynchi*. *Cyclops abyssorum* est aussi un élément important de l'alimentation des épinoches à trois épines, une des principales proies des ombles piscivores (Frandsen *et al.* 1989). Les planctivores et les piscivores étaient beaucoup plus infestés par les cestodes et *P. oncorhynchi* que ne l'étaient les benthivores. De plus, le taux d'infestation par *Diplostomum* sp. plus élevé chez les petits benthivores que chez les grands, concordait avec leur utilisation de l'habitat. Les petits benthivores fréquentent de façon plus assidue la zone littorale peu profonde et sont donc plus souvent en contact avec l'escargot *Lymnae peregra* que ne le sont les grands benthivores.

Knudsen (1995) a observé une forte corrélation entre les parasites infestant des ombles chevaliers capturés en zones littorales et pélagiques et l'occurrence des hôtes intermédiaires retrouvés dans les contenus stomacaux. La plus grande différence entre les individus littoraux et pélagiques se situait au niveau du taux d'infestation par *Cystidicola farionis* (Nématode), *Cyathocephalus truncatus* (Cestode) et

*Crepidostomum* spp. (Trématode) qui, dans ce système, utilisent principalement des amphipodes comme hôtes intermédiaires. Le taux d'infestation était nettement plus élevé chez les poissons littoraux. Cette observation concordait avec l'analyse des contenus stomacaux qui révélait que les poissons littoraux consommaient des amphipodes tout au long de l'année alors que les poissons pélagiques ne se nourrissaient pas de cette proie.

Au nord du Québec, Curtis *et al.* (1995) ont également observé une corrélation entre les invertébrés retrouvés dans des estomacs d'ombles chevaliers et leurs parasites. Les estomacs des poissons infestés par *Diphyllbothrium ditremum*, *Diphyllbothrium dendriticum* et *Eubothrium salvelini* contenaient généralement des copépodes alors que les poissons infestés par *Crepidostomum farionis* contenaient plus souvent des larves d'éphéméroptères. De plus, les amphipodes étaient retrouvés plus souvent dans les estomacs des poissons infestés par l'acanthocéphale *Echinorhynchus lateralis*.

Wilson *et al.* (1996) ont examiné la faune parasitaire de crapets arlequins chez qui un polymorphisme subtil avait auparavant été observé (Layzer et Clady 1987; Ehlinger et Wilson 1988; Robinson et Wilson 1996). En plus d'avoir vérifié la présence d'un polymorphisme chez la population à l'étude, ils ont observé des différences significatives entre les taux d'infestation des individus capturés dans les deux zones, suggérant qu'il y avait spécialisation dans l'utilisation de l'habitat. Deux espèces de trématodes, *Neascus* sp. (points noirs) et *Posthodiplostomum minimum* (taches blanches) étaient au moins 5 fois plus abondantes dans les poissons de la zone littorale. Ces parasites utilisent des escargots comme premier hôte intermédiaire. Puisque les escargots sont plus abondants dans les herbiers peu profonds de la zone littorale, les

poissons qui utilisent régulièrement cet habitat sont susceptibles d'acquérir une plus grande quantité de ces parasites. Le taux d'infestation peu élevé par ces parasites chez les poissons provenant de la colonne d'eau suggère qu'ils s'aventurent rarement en zone littorale. Ils utilisent toutefois cette zone lorsqu'ils sont des juvéniles, pour éviter la prédation, et y retournent par la suite pour la fraye. Deux autres trématodes, *Clinostomum* sp. et *Diplostomum* sp., qui utilisent également des escargots comme hôtes intermédiaires ont été retrouvés seulement chez les crapets arlequins provenant de la zone littorale (Wilson *et al.* 1996).

### **Utilisation des parasites comme indicateurs biologiques**

Le principe fondamental de l'utilisation des parasites comme indicateurs biologiques est qu'un poisson ne peut être infesté par un parasite que s'il s'est retrouvé à un moment de sa vie à l'intérieur de la région endémique à ce parasite, soit la région géographique où les conditions sont favorables à sa transmission (MacKenzie et Abaunza 1998). Celle-ci ne peut avoir lieu que si l'hôte et le parasite sont au même endroit au moment opportun (Esch et Fernandez 1993). De façon générale les stratégies de transmission peuvent être classées en deux catégories, soit celles qui ont lieu par processus actif et passif (Esch et Fernandez 1993). Dans le cas d'une transmission active, la larve se déplace et trouve l'hôte approprié sur lequel elle se fixe ou dans lequel elle pénètre. La transmission passive, quant à elle, a lieu à travers l'alimentation lorsqu'un poisson consomme une larve de parasite ou lorsqu'il se nourrit d'un hôte intermédiaire infesté (Olsen 1974 ; Esch et Fernandez 1993).

Deux approches dans l'utilisation des parasites comme indicateurs peuvent être utilisées : (1) seulement quelques espèces de parasites sont sélectionnées et une grande quantité de poissons est examinée. L'efficacité de cette approche dépendra des connaissances préalablement acquises sur la faune parasitaire infestant l'hôte. Dans ce cas, il est recommandé de réaliser une étude préliminaire afin de connaître quelles espèces de parasites sont présentes chez cet hôte et de cibler celles qui permettront d'obtenir les informations les plus pertinentes et (2) la totalité de la faune parasitaire infestant l'hôte est examinée. Les résultats obtenus font par la suite l'objet d'analyses statistiques multivariées (MacKenzie et Abaunza 1998).

L'interprétation des résultats devra se faire à la lueur des connaissances sur le cycle de vie du parasite et de l'hôte (MacKenzie et Abaunza 1988). Par exemple, l'intensité de l'infestation par un parasite ayant une longue durée de vie pourra être plus élevée chez un poisson âgé, comme le suggère l'étude de Marcogliese *et al.* (2001). Les auteurs ont observé que l'abondance et la prévalence de *Diplostomum* spp. augmentaient avec l'âge chez le queue à tache noire, *Notropis hudsonius*. Des différences d'infestation entre les sexes sont, de plus, parfois observées comme, par exemple dans l'étude de Dubois *et al.* (1996) où *Sterliadochona ephemeridarum* et *Eubothrium salvelini* étaient plus abondants chez les ombles de fontaine mâles que chez les femelles. Par ailleurs, les fluctuations annuelles de l'infestation peuvent parfois être suffisamment importantes pour biaiser l'interprétation des résultats si elles ne sont pas prises en compte (Williams *et al.* 1992). Par exemple, des diminutions d'abondance peuvent être dues à des changements de régime alimentaire entre deux périodes mais aussi dues à l'expulsion cyclique des parasites par les hôtes. Certains parasites peuvent être éliminés

du poisson en grande quantité, à l'intérieur de quelques semaines. Aho et Kennedy (1984) ont observé un déclin important de l'intensité moyenne de *S. ephemeridarum* chez des truites brunes entre les mois de mai et août, passant d'une abondance moyenne d'environ 48 en mai, à près de 20 en juin pour descendre à environ 5 en août (Aho et Kennedy 1984). Dans l'étude de Marcogliese *et al.* (2001), l'abondance de *Diplostomum* spp. chez le queue à tache noire variait tout au cours de la période d'échantillonnage, étant plus élevée à la fin qu'au début de l'été. Par conséquent, une connaissance de la biologie et du cycle de vie des parasites ciblés permettra une meilleure interprétation des résultats (MacKenzie et Abaunza 1988). Toutefois, sur environ 5 000 espèces de parasites connues chez les poissons, le cycle de vie d'environ seulement 200 espèces a été étudié (Williams *et al.* 1992). Il est recommandé, lorsque les informations ne sont pas disponibles pour l'espèce visée, de se référer à une espèce proche dont la biologie est mieux connue (MacKenzie et Abaunza 1998).

### **Faune parasitaire de l'omble de fontaine en Mauricie**

La présente étude a été réalisée dans le Parc national de la Mauricie (PNLM). Deux autres études où la faune parasitaire des ombles de fontaine était examinée ont été réalisées antérieurement dans la Réserve Mastigouche (Dubois *et al.* 1996; Bergeron *et al.* 1997), localisée à proximité du PNLM.

L'étude de Dubois *et al.* (1996) visait à évaluer l'impact de l'introduction du meunier noir, *Catostomus commersoni*, sur la faune parasitaire de l'omble de fontaine. Trois lacs où l'omble de fontaine vivait en allopatrie et trois lacs où il vivait en sympatrie avec le meunier noir ont été étudiés. Les auteurs ont observé qu'il y avait

moins de parasites transmis par le zoobenthos (*Crepidostomum farionis*, *Echinorhynchus lateralis*, *Sterliadochona ephemeridarum*) et plus de parasites transmis par le zooplancton (*Diphyllbothrium ditremum*, *Eubothrium salvelini*) chez l'omble de fontaine vivant en sympatrie avec le meunier noir que chez l'omble de fontaine vivant en allopatrie. Selon les auteurs, ce résultat serait attribuable au changement de régime alimentaire de l'omble de fontaine en présence du meunier noir (Dubois *et al.* 1996). Magnan (1988), Tremblay et Magnan (1991) ainsi que Lacasse et Magnan (1992) avaient, en effet, observé que l'omble de fontaine vivant en allopatrie se nourrissait principalement de zoobenthos alors que l'omble de fontaine vivant en sympatrie avec le meunier noir modifiait son alimentation, consommant moins de zoobenthos et plus de zooplancton.

Bergeron *et al.* (1997) ont examiné la relation entre la morphométrie des lacs ainsi que l'introduction du mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, et la faune parasitaire des ombles de fontaine. Cette étude a été réalisée sur trois lacs où l'omble de fontaine vivait en allopatrie et trois lacs où il vivait en sympatrie avec le mulot à cornes. De plus, pour étudier les effets de la morphométrie des lacs, les résultats obtenus dans l'étude de Dubois *et al.* (1996) ont été incorporés, classant les lacs en deux catégories, soit les lacs profonds et les lacs peu profonds. Aucune différence significative n'a été observée entre ces deux catégories de lacs, autant pour les parasites transmis par le zoobenthos que par ceux transmis par le zooplancton. Toutefois, bien que ces différences ne fussent pas significatives statistiquement, les parasites allogéniques<sup>3</sup>

---

<sup>3</sup> Les parasites allogéniques utilisent un poisson ou un autre vertébré aquatique comme hôte intermédiaire et atteignent leur maturité sexuelle dans un oiseau ou un mammifère (Esch et Fernandez 1993)



étaient moins nombreux dans les lacs profonds, suggérant un effet de la profondeur du lac sur la structure de la communauté de la faune parasitaire.

*Crepidostomum farionis* et *S. ephemeridarum* étaient significativement plus abondants dans les lacs où l'omble de fontaine vivait en allopatrie que dans les lacs où il vivait en sympatrie avec le mulot à cornes. Selon les auteurs, cette différence était due à une modification du régime alimentaire de l'omble de fontaine en présence du mulot à cornes. Dans les lacs où les deux espèces vivent en sympatrie, l'omble de fontaine consomme moins de zoobenthos et plus de zooplancton (Magnan et Fitzgerald 1982 ; Magnan 1988 ; Lacasse et Magnan 1992) que dans les lacs où il vit en allopatrie. Les risques d'infestation par des parasites transmis par le zoobenthos sont alors moins élevés. D'un autre côté, contrairement aux résultats obtenus par Dubois *et al.* (1996), aucune différence significative d'infestation par des parasites transmis par le zooplancton n'a été observée entre les ombles de fontaine vivant en sympatrie et ceux vivant en allopatrie. Cette absence de différence de résultat serait probablement due à une modification moins prononcée du régime alimentaire de l'omble de fontaine en présence du mulot à cornes que du meunier noir (Bergeron *et al.* 1997)

Certains facteurs peuvent permettre de prédire qu'il y aura une ressemblance entre la faune parasitaire de certains lacs, soit : des similitudes entre les lacs au niveau de leur âge, de leur histoire, de leurs conditions physiques et chimiques, de leur faune et de leur flore, ainsi que leur proximité physique (Hartvigsen et Kennedy 1993). Les études de Dubois *et al.* (1996) et de Bergeron *et al.* (1997) ayant été réalisées dans la réserve Mastigouche, à proximité du PNLM, il est possible de s'attendre à ce que la faune parasitaire qui infeste les ombles de fontaine du PNLM soit semblable à celle qui infeste

les ombles de fontaine de la Réserve Mastigouche. Les résultats obtenus dans ces deux études fourniront des indices quant aux espèces de parasites susceptibles d'être retrouvées dans la présente étude (Tableau 1). Nous allons, dans la section suivante, nous pencher sur certains aspects du cycle de vie des espèces dont l'abondance moyenne a été supérieure à 1 dans les deux études précédentes. Les dissections pratiquées jusqu'à présent sur les ombles de fontaine capturés pour la présente étude ont permis de constater que *Diphyllbothrium* sp. n'était pas présent alors qu'il l'était dans les études de Dubois *et al.* et de Bergeron *et al.* Le cycle de vie de ce parasite ne sera donc pas considéré pour le moment. De plus, une première session d'identification nous laisse croire que le trématode présent dans l'œil des poissons que nous avons capturé est la forme larvaire non pas de *Diplostomum* sp. mais de *Tylodelphys* sp. Nous allons donc nous attarder sur le cycle de vie de celui-ci.

### Cycle de vie des parasites

Étant donné son aspect descriptif, cette partie est présentée sous forme de tableaux synthèse (Tableaux 2 et 3). Toutefois le lecteur intéressé pourra retrouver toutes les informations qui ont servi à leur construction à l'annexe A.

En considérant que l'habitat des hôtes intermédiaires est la région du lac propice à la transmission des parasites, il est possible de prédire que la zone pélagique, où les seuls organismes à être utilisés comme hôtes intermédiaires sont les *Cyclops* (Tableau 2), sera moins favorable à l'infestation que la zone littorale. Les amphipodes (Hargrave 1970; Clifford 1991), hôtes intermédiaires de *E. lateralis* et deuxièmes hôtes intermédiaires potentiels de *C. farionis*, ainsi que les gastéropodes (Clifford 1991),

Tableau 1 : Parasites retrouvés chez les ombles de fontaine  
des études de Dubois *et al.* (1996) et Bergeron *et al.* (1997)  
dont l'abondance moyenne était supérieure à 1.

Parasite	Abondances moyennes * ( $\pm$ E.T.)
<i>Apophallus</i> sp. (TREMATODA)	7.4 (18.1)
<i>Diplostomum</i> sp. (TREMATODA)	3.6 (5.9)
<i>Crepidostomum farionis</i> (TREMATODA)	93.7 (109.4)
<i>Diphyllbothrium</i> sp. (CESTODA)	3.2 (7.6)
<i>Eubothrium salvelini</i> (CESTODA)	3.0 (3.4)
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i> (NEMATODA)	455.5 (337.2)
<i>Echinorhynchus lateralis</i> (ACANTHOCEPHALA)	16.9 (16.2)
<i>Salmincola edwardsii</i> (COPEPODA)	8.6 (6.9)

\* L'abondance moyenne est le nombre total d'individus d'une espèce particulière de parasite retrouvés chez les hôtes examinés divisé par le nombre total d'hôtes examinés (Bush *et al.* 1997)

Tableau 2 : Hôtes intermédiaires et définitifs connus, nécessaires aux parasites pour compléter leur cycle de vie. Pour les parasites requérant un seul hôte intermédiaire, la zone favorable à leur transmission est la zone correspondant à l'habitat de l'hôte intermédiaire. Dans le cas des parasites requérant plus d'un hôte intermédiaire, la zone favorable à leur transmission est la zone où il est possible de retrouver tous les hôtes à la fois. Les nombres en exposant font référence aux études qui ont été consultées pour construire ce tableau, énumérées à la page suivante.

Classe	Parasite	Hôte définitif	Premiers hôtes intermédiaires	Deuxièmes hôtes intermédiaires	Mode d'acquisition du parasite par le poisson	Zone favorable à la transmission du parasite
ACANTHOCEPHALA	<i>Echinorhynchus lateralis</i>	Poisson	Amphipode : <i>Hyaella azteca</i> <sup>1,2</sup>		Ingestion	Littorale
NEMATODA	<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	Poisson	Éphéméroptère : <i>Habroleptoides modesta</i> <sup>3</sup> , <i>Ephemera</i> sp. <sup>3</sup> , <i>Habrophlebia lauta</i> <sup>3</sup> , <i>Leptophlebia marginata</i> <sup>4</sup> , <i>Hexagenia recurvata</i> <sup>5</sup> , <i>Polymitarcys</i> sp. <sup>5</sup>		Ingestion	Littorale
CESTODA	<i>Eubothrium salvelini</i>	Poisson	Copépode : <i>Cyclops</i> <sup>6,7,8</sup>		Ingestion	Littorale et pélagique
TREMATODA	<i>Crepidostomum farionis</i>	Poisson	Bivalve : <i>Pisidium</i> spp. <sup>9,10,11</sup> , <i>Sphaerium</i> spp. <sup>9,10</sup>	Éphéméroptère : <i>Ephemera danica</i> <sup>9</sup> Amphipode : <i>Gammarus pulex</i> <sup>11,12</sup>	Ingestion	Littorale
	<i>C. cornutum</i>	Poisson	Bivalve : <i>Sphaerium</i> spp. <sup>13,14</sup> , <i>Musculium</i> sp. <sup>14</sup>	Écrevisse <sup>13,14</sup>	Ingestion	Littorale

	<i>C. cooperi</i>	Poisson	Bivalve : <i>Pisidium</i> spp. <sup>8,15,16</sup> , <i>Sphaerium</i> spp. <sup>15,16</sup>	Ephéméroptère : <i>Hexagenia</i> spp. <sup>8,16,17</sup> <i>Polymitarcys</i> sp. <sup>8</sup> Amphipode : <i>Hyaella azteca</i> <sup>15</sup>	Ingestion	Littorale
	<i>Tylodelphys</i> spp.	Oiseau piscivore	Gastéropode : <i>Lymnea</i> <i>peregra</i> <sup>18</sup> , <i>Physa fontinalis</i> <sup>19</sup>	Poisson	Contact	Littorale
	<i>Apophallus</i> sp. (Points noirs)	Oiseau piscivore <sup>20</sup>	Gastéropode : <i>Ammicola</i> <i>limosa</i> <sup>20</sup>	Poisson	Contact	Littorale
CRUSTACEA	<i>Salmincola</i> <i>edwardsii</i>	Poisson			Contact	Littorale

---

Références : 1 : Richardson 1937; 2 : Marcogliese et Cone 1991; 3 : Moravec 1971a ; 4 : Aho et Kennedy 1984; 5 : Choquette 1955; 6 : Vik 1963; 7 : Smith 1973; 8 : Boyce 1974; 9 : Brown 1927; 10 : Thomas 1958; 11 : Awachie 1968; 12 : Baylis 1931; 13 : Cheng 1960; 14 : Hoffman 1967 ; 15 : Hazen et Esch 1977 ; 16 : Esch *et al.* 1986 ; 17 : Esch et Hazen 1982 ; 18 : Kennedy et Burrough 1977 ; 19 : Kennedy 1987 ; 20 : Miller 1942 ; 21 : Kolasa et Curtis 1995 ; 22 : Richardson 1937 ; 23 : Hare et Frantsi 1974 ; 24 : Moravec 1971b ; 25 : Hare et Burt 1975 ; 26 : Dubois *et al.* 1996 ; 27 : Sandeman et Pippy 1967 ; 28 : Kennedy 1978 ; 29 : Hernandez et Muzzall 1998 ; 30 : Muzzall 1993 ; 31 : Thomas 1964 ; 32 : Cannon 1972 ; 33 : Marcogliese *et al.* 2001 ; 34 : Wooten 1974 ; 35 : Burrough 1978 ; 36 : Savage 1935 ; 37 : Amundsen *et al.* 1997 ; 38 : Fasten 1921 ; 39 : Black 1982 ; 40 : Poulin *et al.* 1991a ; 41 : Johnson et Dick 2001.

Tableau 3 : Certains aspects du cycle de vie des parasites susceptibles d'être retrouvés dans cette étude. Les nombres en exposant font références aux études qui consultées (voir tableau 2).

Classe	Parasite	Longévité	Patrons saisonniers	Relation infestation/âge	Relation infestation/sexes	Pathologie
ACANTHOCEPHALA	<i>Echinorhynchus lateral</i>	Mal connue <sup>21</sup>	Possibilité de transmission sous la glace <sup>22</sup>			Peut être pathogène pour le poisson <sup>23</sup>
NEMATODA	<i>Sterliadochona ephemeridarum</i>	Parasite annuel <sup>4,25</sup> ou deux générations par année, selon les régions <sup>24</sup>	Intensité d'infestation élevée au printemps, diminution importante en été <sup>4,24,25</sup> et augmentation en automne <sup>24,25</sup>	Parfois positive <sup>4</sup>	Parfois différences d'abondance entre les sexes <sup>26</sup>	Peut entraîner la mort des éphémères dans le cas d'une infestation sévère <sup>3,5</sup>
CESTODA	<i>Eubothrium salvelini</i>	Opinions partagées : un an <sup>27</sup> , environ deux ans <sup>7</sup> ou près de 3 ans <sup>14</sup>	Transmission maximum à la fin de l'été mais présence de vers matures et immatures pendant toute l'année <sup>3,27,28,29</sup> . Possibilité de transmission sous la glace <sup>21,28</sup>	Parfois positive <sup>29,30</sup>	Parfois différences d'abondance entre les sexes <sup>26</sup>	Peut avoir des effets pathogènes sur le poisson lors d'infestation importante <sup>7,21</sup>
TREMATODA	<i>Crepidostomum farionis</i>	De courte durée, probablement un an <sup>10,11,25</sup>	Dans le poisson : intensité diminue en été, augmente avec l'arrivée de l'automne <sup>10,11,25</sup>	Parfois positive <sup>10,11,31</sup>		Probablement peu pathogène <sup>10</sup>
	<i>C. cooperi</i>		Présent dans le poisson de mai à septembre, absent en hiver <sup>17,32</sup>			

	<i>Tylodelphys</i> spp.	Probablement de courte durée <sup>18, 33</sup>		Plus abondant chez les jeunes <sup>19,33,34,35</sup>	Probablement peu pathogène <sup>34</sup>
	<i>Apophallus</i> sp. (Points noirs)		Transmission graduelle pendant l'été, à son maximum en automne <sup>20</sup>		Une infestation sévère peut entraîner une réduction de la croissance ou la mortalité des jeunes poissons <sup>41</sup>
CRUSTACEA	<i>Salmincola edwardsii</i>	8 à 10 semaines <sup>36</sup>	Chute importante de l'abondance après la disparition de la glace, augmente peu à peu au cours de l'été, augmentation importante au début de l'hiver, stable pour le restant de la saison <sup>37</sup>	Parfois positive <sup>23,36,37,38,39,40</sup>	Peut avoir des effets pathogènes sur le poisson dans le cas d'infestations sévères <sup>23</sup>

premiers hôtes intermédiaires de *Tylodelphys* spp. et des points noirs, habitent les régions peu profondes des lacs. Les larves d'éphéméroptères, hôtes intermédiaires de *S. ephemeridarum* et deuxièmes hôtes intermédiaires potentiels de *Crepidostomum* spp., sont des organismes benthiques de milieux bien oxygénés (Clifford 1991). Elles sont généralement abondantes en zones littorale ou sublittorale si les concentrations en oxygène y sont suffisamment élevées (Lyman 1943). Les bivalves, premiers hôtes intermédiaires de *Crepidostomum* spp., sont toujours associés au substrat mais peuvent habiter différentes zones selon les espèces. La majorité des *Sphaerium* sont limités à la zone littorale alors que quelques espèces de *Pisidium* habitent les zones plus profondes (Clifford 1991). *Salmincola edwardsii* est un parasite ayant un cycle de vie direct et est associé au substrat de la zone littorale (Amundsen *et al.* 1997). Ainsi, *E. lateralis*, *Tylodelphys* sp., les points noirs, *S. ephemeridarum*, *Crepidostomum* spp., et *S. edwardsii*, devraient être plus abondants chez des ombles de fontaine qui fréquentent surtout la zone littorale. *Eubothrium salvelini*, quant à lui, utilise un *Cyclops* comme premier hôte intermédiaire. Une étude limnologique réalisée antérieurement dans les lacs du PNLM (Service de la conservation des ressources naturelles, Environnement Canada, Parc Canada 1997) révélait la présence de *Diacyclops thomasi* et *Mesocyclops edax* dans le zooplancton les lacs Baie des Onze Îles et Caribou. Bien que ces deux espèces de copépodes soient généralement considérées comme étant des organismes planctoniques pélagiques, elles peuvent également être retrouvées pendant une bonne partie de l'année dans les sédiments de la zone littorale (Cole 1955). *E. salvelini* peut donc être acquis autant par des ombles de fontaine ayant une alimentation benthique que pélagique (Tableau 2).



## RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Aho, JM, et Kennedy, CR. 1984. Seasonal population dynamics of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder) from the River Swincombe, England. *Journal of Fish Biology* 25 : 473-489.
- Amundsen, P-A, Kristoffersen, R, Knudsen, R, et Klemetsen, A. 1997. Infection of *Salmincola edwardsii* (Copepoda: Lernaeopodidae) in an age-structured population of Arctic charr; a long-term study. *Journal of Fish Biology* 51 : 1033-1046.
- Anderson, RC, et Strelive, UR. 1989. Wildlife parasitology, Department of Zoology, College of Biological Science, University of Guelph, Guelph, Ontario.
- Arthur, JR. 1997. Recent advances in the use of parasites as biological tags for marine fish. Shariff, M, Subasinghe, RP, Arthur, JR, editors. *Diseases in Asian Aquaculture III*. Fish Health Section, Asian Fisheries Society. 141-154.
- Awachie, JBE. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Muller, 1784) (Trematoda: Allocreadiidae). *Parasitology* 55 : 307-324.
- Baylis, HA. 1931. *Gammarus pulex* as an intermediate host for trout-parasites. *Annual Magazine of Natural History* 7 : 431-433.
- Bergeron, M, Marcogliese, DJ et Magnan, P. 1997. The parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in relation to lake morphometrics and the introduction of creek chub, *Semotilus atromaculatus*. *Écoscience* 4 : 427-436.

- Black, GA. 1982. Gills as an attachment site for *Salmincola edwardsii* (Copepoda: Lernaeopodidae). The Journal of Parasitology 68 : 1172-1173.
- Bourke, P, Magnan, P, et Rodriguez, MA. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. Journal of Fish Biology 51 : 783-794
- Bourke, P, Magnan, P, et Rodriguez, MA. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. Evolutionary Ecology 13 : 19-31.
- Boyce, NP. 1974. Biology of *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea), a parasite of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Babine Lake, British Columbia. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 31 : 1735-1742.
- Brown, FJ. 1927. On *Crepidostomum farionis* O. F. Mull. (= *Stephanophiala laureata* Zeder), a distome parasite of the trout and grayling. Parasitology 19 : 86-99.
- Bryan, JE., et Larkin, PA. 1977. Food specialization by individual trout. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 29 : 1615-1624.
- Burrough, RJ. 1978. The population biology of two species of eyefluke, *Diplostomum spathaceum* and *Tylodelphys clavata*, in roach and rudd. Journal of Fish Biology 13 : 19-32.
- Bush, AO, Lafferty, KD, Lotz, JM, et Shostak, AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. The Journal of Parasitology 83 : 575-583.

- Cannon, FRG. 1972. Studies on the ecology of the papillose, allocreadiid trematodes of the yellow perch in Algonquin Park, Ontario. Canadian Journal of Zoology 50 : 1231-1239.
- Cheng, TC. 1960. Studies on the germ cell cycle, morphogenesis and development of the cercarial stage of *Crepidostomum cornutum* (Osborn, 1903). (Trematode: Allocreadiidae). Transactions of the American Microscopical Society 79 : 75-85.
- Choquette, LPE. 1954. A note on the intermediate hosts of the trematode *Crepidostomum cooperi* Hopkins, 1931, parasitic in speckled trout (*Salvelinus fontinalis* (Mitchill)) in some lakes and rivers of the Quebec Laurentide Park. Canadian Journal of Zoology 32 : 375-377.
- Choquette, LPE. 1955. The life history of the nematode *Metabronema Salvelini* (Fujita, 1920) parasitic in the speckled trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill)), in Quebec. Canadian Journal of Zoology 33 : 1-4.
- Clifford, HF. 1991. Aquatic invertebrates of Alberta. The University of Alberta Press. Edmonton, Canada.
- Cole, GA. 1955. An ecological study of the microbenthic fauna of two Minnesota Lakes. American Midland Naturalist 52 : 213-230.
- Conley, DC, et Curtis, MA. 1993. Effects of temperature and photoperiod on the duration of hatching, swimming, and copepodid survival of the parasitic copepod *Salmincola edwardsii*. Canadian Journal of Zoology 71 : 972-976.

- Curtis, MA, Bérubé, M, et Stenzel, A. 1995. Parasitological evidence for specialized foraging behavior in lake-resident Arctic char. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52 (Suppl. 1) 186-194.
- De, NC, et Moravec, F. 1979. Some new data on the morphology and development of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800). *Folia Parasitologica* 26 : 231-238.
- Dubois, N, Marcogliese, DJ, et Magnan, P. 1996. Effects of the introduction of white sucker, *Catostomus commersoni* on the parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Canadian Journal of Zoology* 74 : 1304-1312.
- Due, TT, et Curtis, MA. 1995. Parasites of freshwater resident and anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Greenland. *Journal of Fish Biology* 46 : 578-592.
- Dynes, J, Magnan, P, Bernatchez, L, et Rodriguez, MA. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of Fish Biology* 54 : 955-972.
- Ehlinger, TJ, et Wilson, DS. 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 85 : 1878-1882.
- Esch, GW, et Hazen, TC. 1982. Studies on the seasonal dynamics of *Crepidostomum cooperi* in the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata*. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington* 49 : 1-7.

- Esch, GW, Hazen, TC, Marcogliese, DJ, Goater, TM, et Crews, AE. 1986. A long-term study on the population biology of *Crepidostomum cooperi* (Trematoda: Allocreadidae) in the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (Ephemeroptera). American Midland Naturalist 116 : 304-314.
- Esch, GW, et Fernandez, JC. 1993. A functional biology of parasitism. Ecological and evolutionary implications. Cambridge, Great Britain. University Press.
- Fasten, N. 1913. The behaviour of a parasitic copepod, *Lernaeopoda edwardsii*. Journal of Animal Behaviour 3 : 36-60.
- Fasten, N. 1921. Studies on parasitic copepods of the genus *Salmincola*. American Naturalist 55 : 449-456.
- Frandsen, F, Malmquist, HJ, et Snorrason, SS. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. Journal of Fish Biology 34 : 281-297.
- Futuyma, DJ, et Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecology and Systematics 19 : 207-233.
- Hare, GM, et Burt, MDB. 1975. Abundance and population dynamics of parasites infecting Atlantic Salmon (*Salmo salar*) in Trout Brook, New Brunswick, Canada. Journal of the Fisheries Research Board Canada 32 : 2069-2074.
- Hare, GM, et Frantsi, C. 1974. Abundance and potential pathology of parasites infecting salmonids in Canadian maritime hatcheries. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 31 : 1031-1036.

- Hargrave, BT. 1970. Distribution, growth, and seasonal abundance of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in relation to sediment microflora. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 27 : 685-699.
- Hartvigsen, R, et Kennedy, CR. 1993. Patterns in the composition and richness of helminth communities in brown trout, *Salmo trutta*, in a group of reservoirs. Journal of Fish Biology 43 : 603-615.
- Hazen, TC, et Esch, GW. 1977. Studies on the population biology of two larval trematodes in the amphipod, *Hyalella azteca*. American Midland Naturalist 98 : 213-219.
- Hernandez, AD, et Muzzall, PM. 1998. Seasonal patterns in the biology of *Eubothrium salvelini* infecting brook trout in a creek in lower Michigan. Journal of Parasitology 84 : 1119-1123.
- Hindar, K, et Jonsson, B. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39 : 1030-1045.
- Hoffman, GL. 1967. Parasites of North American freshwater fishes. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, California.
- Jonsson, B, et Jonsson, N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr. Journal of Fish Biology 58 : 605-638.
- Johnson, MW, et Dick, TA. 2001. Parasite effects on the survival, growth, and reproductive potential of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) in the Canadian Shield lakes. Canadian Journal of Zoology 79 : 1980-1992.

- Kabata, Z. 1963. Parasites as biological tags. International Commission for the Northwest Atlantic Fisheries Special Publication 4 : 31-37.
- Kabata, Z, et Cousens, B. 1973. Life cycle of *Salmincola californiensis* (Dana 1952) (Copepoda: Lernaeopodidae). Journal of the Fisheries Research Board of Canada 30 : 881-903.
- Kennedy, CR. 1978. Studies on the biology of *Eubothrium salvelini* and *E. crassum* in resident and migratory *Salvelinus alpinus* and *Salmo trutta* and in *S. salar* in north Norway and the islands of Spitsbergen and Jan Mayen. Journal of Fish Biology 12 : 147-162.
- Kennedy, CR. 1987. Long-term stability in the population levels of the eyfluke *Tylodelphys podicipina* (Digenea: Diplostomatidae) in perch. Journal of Fish Biology 31 : 571-581.
- Kennedy, CR, et Burrough, R. 1977. The population biology of two species of eyefluke, *Diplostomum gasterostei* and *Tylodelphys clavata*, in perch. Journal of Fish Biology 11 : 619-633.
- Knudsen, R. 1995. Relationships between habitat, prey selection and parasite infection in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). Nordic Journal of Freshwater Resources 71 : 333-344.
- Knudsen, R, Klemetsen, A, et Stalkvik, F. 1996. Parasites as indicators of individual feeding specialization in Arctic charr during winter in northern Norway. Journal of Fish Biology 48 : 1256-1265.

- Knudsen, R, Kristoffersen, R, et Amundsen, PA. 1997. Parasite communities in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in northern Norway. Canadian Journal of Zoology 75 : 2003-2009.
- Kolasa, K, et Curtis, M. 1995. Seasonal dynamics of helminth parasites in arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) from a lake resident population in northern Quebec, Canada. Nordic Journal of Freshwater Research 71 : 345-351.
- Lacasse, S, et Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49 : 1001-1009.
- Layzer, JB, et Clady, MD. 1987. Phenotypic variation of young-of-year bluegills (*Lepomis macrochirus*) among microhabitats. Copeia 3 : 702-707.
- Lyman, FE. 1943. Swimming and burrowing activities of mayfly nymphs of the genus *Hexagenia*. Annals of the Entomological Society of America 36 : 250-256.
- MacKenzie, KI. 1987. Parasites as indicators of host populations. International Journal of Parasitology 17 : 345-352.
- MacKenzie, KI, et Abaunza, P. 1998. Parasites as biological tags for stock discrimination of marine fish: a guide to procedures and methods. Fisheries Research 38 : 45-56.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: Ecological shifts, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45 : 999-1009.



- Magnan, P, et Fitzgerald, GJ. 1982. Resource partitioning between brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and creek chub (*Semotilus atromaculatus* Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. Canadian Journal of Zoology 60 : 1612-1617.
- Marcogliese, DJ, Compagna, S, Bergeron, E. et McLaughlin, JD. 2001. Population biology of eyeflukes in fish from a large fluvial ecosystem: the importance of gulls and habitat characteristics. Canadian Journal of Zoology 79 : 1102-1113.
- Marcogliese, DJ, et Cone, DK. 1991. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. Canadian Journal of Zoology 69 : 2962-2967.
- Marcogliese, DJ, et Cone, DK. 1997. Food webs: a plea for parasites. Trends in Ecology and Evolution 12 : 320-325.
- McLaughlin, RLM, Ferguson, M, et Noakes, DLG. 1999. Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. Behavioral Ecology and Sociobiology 45 : 386-395.
- Meyer, A. 1989. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. Oecologia 80 : 431-436.
- Miller, MJ. 1942. Black spot disease of speckled trout. Revue Canadienne de Biologie 1 : 464-471.

- Moravec, F. 1971a. Studies on the development of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800). Vestník Československé Společnosti Zoologické 35 : 43-55.
- Moravec, F. 1971b. On the life history of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800) in the River Bystrice, Czechoslovakia. Folia Parasitologica 18 : 107-112.
- Muzzall, P. 1993. *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea) in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, from west-central lower Michigan. Journal of the Helminthological Society of Washington 60 : 134-137.
- Olsen, WO. 1974. Animal Parasites. Their life cycles and ecology. University Park Press. Baltimore, Maryland.
- Poulin, R, Curtis, MA, et Rau, ME. 1990. Responses of the fish ectoparasite *Salmincola edwardsii* (Copepoda) to stimulation, and their implication for host-finding. Parasitology 100 : 417-421.
- Poulin, R, Curtis, MA, et Rau, ME. 1991a. Size, behaviour, and acquisition of ectoparasitic copepods by brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Oikos 61 : 169-174.
- Poulin, R, Rau, ME, et Curtis, MA. 1991b. Infection of brook trout fry, *Salvelinus fontinalis*, by ectoparasitic copepods: the role of host behaviour and initial parasite load. Animal Behaviour 41 : 467-476.
- Power, G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In *Charrs. Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. (Balon, EK., ed.), pp. 141-203. The Hague: Dr W. Junk.

- Proulx, R, et Magnan, P. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Environmental Biology of Fishes* 64 : 127-136.
- Richardson, LR. 1937. Observations on the parasites of the speckled trout in Lake Edward, Quebec. *Transactions of the American Fisheries Society* 6 : 343-356.
- Robinson, BW, et Parsons, KJ. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 : 1819-1933.
- Robinson, BW, et Wilson, DS. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Naturalist* 144 : 596-627.
- Robinson, BW, et Wilson, DS. 1996. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* 10 : 631-652.
- Sandeman, IM, et Pippy, JHC. 1967. Parasites of freshwater fishes (Salmonidae and Coregonidae) of insular Newfoundland. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 24 : 1911-1943.
- Savage, J. 1935. Copepod infection of speckled trout. *Transactions of the American Fisheries Society* 65 : 334-339.
- Schluter, D. 1996. Ecological causes of adaptive radiation. *American Naturalist* 148 : S40-S63.

- Schluter, D, et McPhail, JD. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *American Naturalist* 140 : 85-108.
- Scott, WB, et Crossman, EJ. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Ottawa, Ministère de l'Environnement Service des pêches et des sciences de la mer.
- Service de la conservation des Ressources naturelles, Région du Québec, 1997. Parc national de la Mauricie. Environnement Canada, Parcs Canada, Québec.
- Smith, HD. 1973. Observations on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30 : 947-964.
- Thomas, JD. 1958. Studies on *Crepidostomum metoecus* (Braun) and *C. farionis* (Muller), parasitic in *Salmo trutta* L. and *S. salar* L. in Britain. *Parasitology* 48 : 336-352.
- Thomas, JD. 1964. A comparison between the helminth burdens of male and female brown trout, *Salmo trutta* L., from a natural population in the River Teify, West Wales. *Parasitology* 54 : 263-272.
- Tremblay, S, et Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48 : 857-867.
- Venne, H, et Magnan, P. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* 46 : 669-686.

- Vik, R. 1963. Studies of the helminth fauna of Norway. IV. Occurrence and distribution of *Eubothrium crassum* (Bloch 1779) and *E. salvelini* (Schrank 1790) (Cestoda) in Norway, with notes on their life cycles. *Nytt Magasin för Zoologi* (Oslo) 11 : 43-73.
- Williams, HH, MacKenzie, K, et McCarthy, AM. 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet, and phylogenetics of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2 : 144-176.
- Wilson, DS, Muzzall, PM, et Ehlinger, TJ. 1996. Parasites, morphology and habitat use in bluegill sunfish. *Copeia* 2 : 348-354.
- Wooten, R. 1974. Observations on strigeid metacercariae in the eyes of fish from Hanningfield Reservoir, Essex, England. *Journal of Helminthology* 48 : 73-83.

## CHAPITRE 1

# FAUNE PARASITAIRE, MORPHOLOGIE ET CONTENUS STOMACaux COMME INDICATEURS DES HABITATS UTILISÉS PAR L'OMBLE DE FONTAINE, *SALVELINUS FONTINALIS*

Par

Micheline Bertrand <sup>1</sup>, Michel Plante <sup>2</sup>,

David J. Marcogliese <sup>3</sup>, Pierre Magnan <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques,

Université du Québec à Trois-Rivières,

<sup>2</sup> Parc National de la Mauricie

<sup>3</sup> Centre St-Laurent, Environnement Canada

## ABSTRACT

Morphological characters and stomach contents analysis revealed that brook trout, *Salvelinus fontinalis*, living in some Canadian Shield lakes exhibit morphological and diet differences related to its habitat use: some individuals exploit benthic resources while others exploit pelagic resources. We used parasites as an indicator of habitat used by brook trout captured in the littoral and in the pelagic zone of two lakes of the Canadian Shield. We compared these results with those obtained with two other indicators, morphological characters and stomach contents analysis. We also used these three indicators to compare brook trout between the two lakes. Parasite fauna was a better indicator of habitat use than morphological characters and stomach contents analysis.

## RÉSUMÉ

L'étude des caractères morphologiques et l'analyse des contenus stomacaux avait révélé la présence de spécialistes à l'intérieur de populations d'ombles de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, vivant dans des lacs du bouclier canadien : certains individus exploitaient surtout la ressource benthique alors que d'autres exploitaient plutôt la ressource de la zone pélagique. Nous avons utilisés la faune parasitaire comme indicateur des habitats utilisés par des ombles de fontaine capturés en zones littorales et pélagiques dans deux lacs du bouclier canadien. Nous avons par la suite comparé ces résultats avec ceux obtenus à l'aide deux autres indicateurs, les caractères morphologiques et l'analyse des contenus stomacaux. Ces trois indicateurs ont également été utilisés pour comparer les ombles de fontaine des deux lacs. La faune parasitaire s'est avéré être l'indicateur le plus sensible des trois indicateurs utilisés.



## INTRODUCTION

Les poissons sont dotés d'une flexibilité qui permet d'ajuster leur comportement de façon à mieux répondre à la compétition et à la disponibilité de la ressource (Dill 1983; McLaughlin et Grant 1994; Skulason et Smith 1995; McLaughlin 2001). Dans un habitat hétérogène, offrant une ressource alimentaire variée, les individus peuvent adopter des comportements diversifiés ayant pour effet d'élargir leur niche écologique et de réduire la compétition (Futuyma et Moreno 1988; Robinson et Wilson 1994; Skulason et Smith 1995; McLaughlin *et al.* 1999; Robinson et Parsons 2002). Ces divergences de comportement sont d'ailleurs souvent à la base de la spécialisation (Futuyma et Moreno 1988). Par ailleurs, la plasticité morphologique des poissons peut favoriser le développement de phénotypes particuliers, adaptés à la ressource exploitée, et conduire à un polymorphisme trophique (Robinson et Wilson 1994; Skulason et Smith 1995). Les lacs postglaciaires de l'hémisphère nord offrent souvent les conditions environnementales favorisant l'apparition du polymorphisme trophique, soit une compétition interspécifique réduite et la présence de deux habitats distincts, un en zone littorale et un en zone pélagique (Schluter et McPhail 1993; Robinson et Wilson 1994).

De nombreuses études ont démontré la plasticité comportementale et morphologique de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*. Une spécialisation alimentaire et des différences morphologiques ont été observées chez des jeunes de l'année vivant en ruisseau (McLaughlin et Grant 1994; McLaughlin *et al.* 1999; McLaughlin 2001) ainsi que chez des populations de certains lacs du bouclier canadien où l'omble de fontaine vit en l'absence de compétiteurs. Lors d'une étude visant à

examiner la distribution spatiale de jeunes de l'année, Venne et Magnan (1995) ont observé que les ombles de fontaine du lac Bondi étaient spatialement divisés en deux groupes, un localisé dans la zone littorale profonde de 0 – 2 m et l'autre, dans la zone plus profonde de 3 – 6 m. Un suivi par télémétrie, réalisé par Bourke *et al.* (1997) aux lacs Épervier et Ledoux, a également révélé une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat : 50% des individus fréquentaient de façon plus assidue la zone littorale, 18% la zone pélagique et 32% fréquentaient autant une zone que l'autre. Les auteurs ont, de plus, observé la présence d'un polymorphisme trophique : les spécialistes de la zone littorale avaient des nageoires pectorales plus longues que les spécialistes de la zone pélagique et étaient ainsi mieux adaptés à exploiter la ressource benthique (Bourke *et al.* 1997). Des patrons de spécialisation ont également été retrouvés lors de l'analyse de contenus stomacaux de 1 788 ombles de fontaine vivant en allopatrie dans 29 lacs du bouclier canadien. Le régime alimentaire de 41% des individus était constitué d'au moins 90% de proies benthiques alors que celui de 18 % des individus était constitué d'au moins 90% de proies provenant de la colonne d'eau (Bourke *et al.* 1999). Dynes *et al.* (1999) ont aussi observé des différences morphologiques entre les ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Bondi et Ledoux. Au lac Bondi, les individus pélagiques avaient des nageoires dorsales plus courtes et la partie du corps postérieure à la nageoire dorsale plus longue que les individus pélagiques. Au lac Ledoux, les individus pélagiques avaient des nageoires pectorales et dorsales plus courtes, ainsi qu'un pédoncule caudal plus court et plus haut que les individus littoraux. Une analyse d'ADN microsatellite révélait, de plus, un isolement reproducteur partiel entre les individus littoraux et pélagiques du lac Bondi (Dynes *et al.* 1999). Par la suite, l'étude de Proulx

et Magnan (2002) a permis de conclure que la divergence morphologique chez l'omble de fontaine était adaptative puisque après avoir transplanté expérimentalement des individus littoraux dans un environnement pélagique, leur performance physiologique était inférieure à celle des individus pélagiques placés dans le même environnement (Proulx et Magnan 2002).

Le polymorphisme trophique est parfois contrastant. Par exemple, l'omble chevalier peut, dans un même lac, être présent sous une forme naine et normale (Hindar et Jonsson 1982; Malmquist *et al.* 1992; Snorrason *et al.* 1994). D'autre part, le polymorphisme trophique peut être subtil, comme chez l'omble de fontaine (Bourke *et al.* 1997; Dynes *et al.* 1999; Proulx et Magnan 2002), et devient alors difficilement détectable. Étant généralement relié à des différences d'alimentation et de comportement (Skulason et Smith 1995), d'autres indicateurs que les caractères morphologiques peuvent dévoiler la présence d'un polymorphisme trophique. Les parasites sont utilisés depuis près d'un siècle pour fournir des informations sur la biologie de leurs hôtes (MacKenzie, 1986). Plusieurs parasites ont des cycles de vie complexes et dépendent de la présence d'invertébrés et de vertébrés en tant qu'hôtes intermédiaires pour compléter leur cycle de vie. La présence d'une seule espèce de parasite est indicatrice de la présence de ses hôtes intermédiaires et définitifs dans le milieu. Les cycles de vie et les hôtes en cause étant différents d'une espèce à l'autre, l'examen de l'ensemble de la faune parasitaire qui infeste un individu procure une grande quantité d'information sur son alimentation et sur son habitat (Arthur 1997; Marcogliese et Cone 1997). Les parasites d'ombles de fontaine habitant certains lacs du bouclier canadien ont fait l'objet d'études récentes. Dubois *et al.* (1996) et Bergeron *et*

*al.* (1997) ont voulu vérifier si les patrons d'infestation des ombles de fontaine étaient modifiés suite à l'introduction du meunier noir, *Catostomus commersoni*, et du mulot à cornes, *Semotilus atromaculatus*, respectivement. Des études antérieures avaient permis d'observer un changement de niche chez l'omble de fontaine lorsque celui-ci était en présence de ces deux compétiteurs, passant d'une alimentation principalement benthique, en zone littorale, à une alimentation plus zooplanctonique, en zone pélagique (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). Les parasites étant souvent transmis par l'alimentation, une modification du régime alimentaire devait résulter en des patrons d'infestation différents. Cette hypothèse fut vérifiée, les ombles de fontaine vivant en sympatrie avec le meunier noir et le mulot à cornes étant moins infestés par des parasites transmis par le benthos que les ombles de fontaine vivant en allopatrie (Dubois *et al.* 1996; Bergeron *et al.* 1997).

Le principal objectif de la présente étude était d'utiliser la faune parasitaire d'ombles de fontaine vivant en allopatrie dans deux lacs du bouclier canadien comme indicateur de leur habitat. Reflet des habitudes alimentaires et comportementales, la faune parasitaire des individus littoraux et pélagiques devait différer. Deux autres indicateurs, les caractères morphologiques et l'analyse des contenus stomacaux, ont également été utilisés. Ces deux indicateurs avaient permis de détecter, dans des études antérieures, une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat chez l'omble de fontaine (Bourke *et al.* 1997; Bourke *et al.* 1999; Dynes *et al.* 1999). Les résultats obtenus à l'aide des trois indicateurs, la faune parasitaire, les caractères morphologiques et l'analyse des contenus stomacaux, devait permettre de comparer leur sensibilité respective à détecter un polymorphisme subtil comme celui présent chez l'omble de

fontaine. Nous avons effectué dans un premier temps, pour les deux lacs et à l'aide des trois indicateurs, des comparaisons intralacs entre les individus capturés en zone littorale et pélagique. Ayant obtenu des résultats différents entre les lacs, nous avons, par la suite, réalisé des comparaisons interlacs, sans tenir compte des zones de capture. Ces comparaisons devaient permettre de cibler quelques-uns des facteurs qui influencent le développement d'une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat.

## **MÉTHODOLOGIE**

### **Lacs à l'étude**

L'étude a été réalisée aux lacs Baie des Onze Îles et Caribou, situés dans le Parc national de la Mauricie (PNLM), Québec, Canada (46°44'N, 73°07'O). Ces deux lacs oligotrophes sont voisins et communiquent entre eux par une passe navigable. Leurs caractéristiques physiques et chimiques ont été déterminées, en 1997, par le PNLM (Service de la conservation des ressources naturelles, Environnement Canada, Parcs Canada 1997; Tableaux 1 et 2). L'omble de fontaine, seule espèce de poisson présente, y est soumis à la pêche sportive et son exploitation est contrôlée par le PNLM.

### **Pêche expérimentale**

La capture des ombles de fontaine a eu lieu en zones littorales (profondeur < 2 m) et pélagiques (profondeur > 5 m), en période de stratification thermique. Les poissons ont été capturés à l'aide de filets multifilaments (38 m longueur x 1.8 m hauteur, mailles variant entre 38 et 100 mm) dans les deux zones. Des filets

Tableau 1 : Caractéristiques physiques et chimiques des lacs Baie des Onze Îles (06-09-97 pour Chl *a* et 21-08-97 pour les autres variables) et Caribou (08-09-97).

Lac	Zmax (m)	Zmoy (m)	Surface (ha)	Secchi (m)	PT (µg/l)	COD (ppm)	NT (µ/l)	NO <sub>3</sub> (µ/l)	pH	Alca	Chl <i>a</i> (µ/l)
Baie des Onze Îles	23	7.3	141.4	6	4.5	3.1	222	0.075	6.07	2.4	1.0586
Caribou	37	13.3	395.9	6.5	3.2	3	198	0.048	6.01	1.3	1.0366

Zmax : profondeur maximum

Zmoy : profondeur moyenne

PT : phosphore total

COD : carbone organique dissout

NT : azote total

Alca : alcalinité

Chl *a* : chlorophylle *a*

Tableau 2 : Caractéristiques physiques et chimiques des strates thermiques des lacs Baie des Onze Îles (21-08-97) et Caribou (08-09-97).

	Épilimnion		Métalimnion		Hypolimnion	
	Baie des Onze Îles	Caribou	Baie des Onze Îles	Caribou	Baie des Onze Îles	Caribou
Profondeur (m)	0 – 6	0 – 9	7 – 10	10 – 13	11 – 18	14 – 30
Température (°C)	17	16.5	7.8	10.8	4	6
O <sub>2</sub> dissous (ppm)	7.4	9	8.9	10.9	4.3	10.2

monofilaments (67.5 m longueur x 1.8 m hauteur, mailles variant entre 38 et 100 mm) ont également été utilisés en zone pélagique. En zone littorale, les filets étaient disposés perpendiculairement à la rive et longeaient le substrat. En zone pélagique, ils étaient placés à la surface, de façon à capturer les poissons dans les premiers deux mètres et ainsi éviter de capturer des individus littoraux venus se réfugier dans les zones profondes du lac pour y pratiquer la thermorégulation (Power 1980). Les filets étaient posés en début ou en fin de journée et n'étaient levés jamais plus de 16 heures plus tard. Les poissons étaient alors conservés sur la glace jusqu'à ce qu'ils puissent être congelés à  $-4^{\circ}\text{C}$  (généralement à l'intérieur de 6 h). De vingt à trente ombles de fontaine ont été capturés par zone dans les deux lacs.

### **Détermination d'âge**

Les déterminations d'âge ont été faites à partir des écailles (Magnan et Fitzgerald 1983). Ces données ont permis d'éliminer les juvéniles des analyses et de considérer seulement les adultes, soit les individus de classes d'âge supérieures à 2+. Les lectures ont été répétées deux fois sur chaque poisson par la même personne. En cas d'incertitude, une deuxième personne effectuait une troisième lecture. Aucun poisson n'était âgé de plus de quatre ans.

### **Structures morphologiques**

Après décongélation, la longueur totale ( $\pm 1\text{ mm}$ ) et le poids ( $\pm 0.1\text{ g}$ ) des ombles de fontaine ont été notés. Par la suite, les mesures de onze caractères morphologiques (Figure 1) associés au comportement et à l'alimentation ont été prises à l'aide d'un



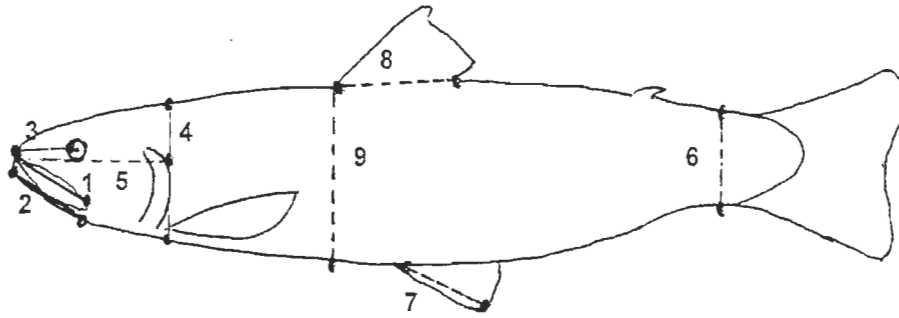


Figure 1 : Localisation de neuf des onze descripteurs morphologiques utilisés pour réaliser les analyses statistiques. Les points et les lignes font références à : (1) longueur de la mâchoire supérieure. (2) longueur de la mandibule. (3) longueur du museau. (4) hauteur de la tête. (5) longueur de la tête. (6) hauteur du pédoncule. (7) longueur de la nageoire pectorale. (8) longueur de la nageoire dorsale. (9) hauteur du corps.

vernier à coulisse ( $\pm 0.01$ ), du côté gauche des poissons. Les largeurs de la mandibule et du corps ne sont pas illustrées sur la Figure 1. La mesure de la largeur de la mandibule était prise sur la partie la plus large de cette structure. La largeur du corps était mesurée en plaçant le vernier en avant de la nageoire dorsale. À cause de problèmes logistiques, les mesures de la longueur de la tête ont dû être exclues des analyses.

## Dissections

Tous les organes et tissus, à l'exception du sang et du système nerveux, ont été examinés à l'aide d'un microscope à dissection. Les métacercaires enkystées à la surface externe des poissons ont été dénombrées et regroupées sous l'appellation « points noirs », une plus grande précision taxonomique n'étant pas requise pour cette étude. Chez l'omble de fontaine, la formation de points noirs est induite par l'enkystement, dans le tégument du poisson, de la métacercaire d'*Apophallus* sp. ou d'*Uvulifer* sp. (Hoffman 1967). Dans les deux cas, l'hôte définitif est un oiseau piscivore, le premier hôte intermédiaire est un gastéropode et le deuxième hôte intermédiaire est un poisson. Par conséquent, quelque soit l'espèce en cause, ils sont susceptibles d'être acquis par le poisson en zone littorale, commune à tous les hôtes. La dureté du kyste est un critère permettant de déterminer quel parasite est en cause. Le kyste formé par la métacercaire d'*Apophallus* sp. est très dur alors que celui formé par la métacercaire d'*Uvulifer* est mou. La proportion d'*Apophallus* / *Uvulifer* infestant les ombles de fontaine, a été évaluée en examinant 50 kystes par poisson. Tous les autres parasites retrouvés ont été extraits, dénombrés et fixés dans de l'éthanol 75%. Ils ont été identifiés à l'espèce ou simplement au genre lorsque ce regroupement taxonomique

satisfaisait les besoins de l'étude. Nous avons, par la suite, estimé l'abondance et la prévalence de chacun des groupes taxonomiques. L'abondance est définie comme étant le nombre moyen d'individus d'une espèce de parasite par poisson examiné. La prévalence est définie comme étant le nombre d'hôtes infestés par au moins un individu d'une espèce de parasite (ou groupe taxonomique) divisé par le nombre d'hôtes examinés et est exprimée en pourcentage (Bush *et al.* 1997). Les sangsues ont été exclues des analyses, certaines ayant pu avoir quitté le poisson avant la levée des filets. L'examen des gonades a permis de déterminer le sexe des poissons.

### **Contenus stomacaux**

Les contenus stomacaux, compris entre l'œsophage et la valve pylorique, ont été examinés. Les proies ont été identifiées à la famille puis mises à sécher dans l'étuve à 55°C. Le poids sec des proies a, par la suite, été regroupé en deux catégories, à la façon de Bourke *et al.* (1999) : proies benthiques (zoobenthos, amphipodes, hirudinés) et proies capturées dans la colonne d'eau (zooplancton, pupe de diptères, insectes nageant, insectes ailés, poissons). Le pourcentage moyen du poids sec (Hyslop 1980) de ces deux catégories a été utilisé pour effectuer les comparaisons du régime alimentaire des ombles de fontaine.

### **Analyses statistiques**

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de SYSTAT, version 8. Les comparaisons d'infestation par les parasites ont été effectuées à partir de leur abondance. Un examen visuel de la distribution a permis d'en vérifier la normalité.

L'homogénéité des variances a été vérifiée à l'aide d'un test  $F_{\max}$ . Des transformations log pour les caractères morphologiques ainsi que pour les abondances des parasites et arcsin pour les pourcentages ont été appliquées. Elles ont permis d'obtenir la normalité de la distribution et l'homogénéité des variances pour toutes les variables à l'exception des abondances de *Echinorhynchus lateralis* et *Salmincola edwardsii*. Puisque aucune transformation ne permettait d'obtenir la normalité de la distribution pour ces deux espèces de parasites, elles n'ont pas été incluses dans les analyses utilisant des tests paramétriques.

Un examen visuel des données transformées a été effectué afin de vérifier s'il y avait présence de valeurs extrêmes, les analyses de fonction discriminante y étant particulièrement sensibles (Tabachnick et Fidell 2001). C'est ainsi que trois poissons du lac Baie des Onze Îles et un du lac Caribou ont été exclus des analyses, les écarts observés étant suffisamment importants pour les attribuer à des erreurs dans la saisie de données.

Des régressions linéaires simples ont révélé que tous les caractères morphologiques étaient significativement reliés à la longueur totale du poisson ainsi que les abondances de *Tylodelphys* sp. au lac Baie des Onze Îles et celles de *S. ephemeridarum*, *E. salvelini*, *Tylodelphys* sp. et les points noirs au lac Caribou ( $p < 0.05$ ). Une technique de régression a alors été appliquée sur les variables affectées par la taille pour en corriger l'effet (Flemming *et al.* 1994). Les données ont d'abord été standardisées (la moyenne ramenée à 0 et la variance à 1) afin de stabiliser leur variance. Puis, des régressions linéaires simples mettant en relation la longueur totale et chacune des variables ont été effectuées. Les résidus de ces régressions ont été utilisés pour

réaliser les analyses statistiques subséquentes. En appliquant cette technique de régression, la longueur totale se trouvait à être utilisée comme covariable. Une des conditions d'application des analyses de fonction discriminante est l'homogénéité des pentes de régression, c'est-à-dire que la pente de la régression entre la covariable et les variables indépendantes à l'intérieur d'un groupe doit être la même que celle à l'intérieur des autres groupes (Tabachnick et Fidell 2001). Cette condition d'application a été vérifiée à l'aide du modèle linéaire général (GLM) par l'insertion de l'interaction zone de capture \* longueur totale. Parmi les variables où la longueur totale avait été utilisée comme covariable, cette interaction s'est révélée être significative seulement pour la variable longueur de la pectorale ( $p = 0.0452$ ) au lac Baie des Onze Îles. Par conséquent, celle-ci n'a pu être incluses dans les analyses de fonction discriminantes.

Des tests de  $t$  de Student ou de Mann-Whitney ont révélé qu'il n'y avait aucune différence significative entre les sexes ( $p > 0.05$ ) en ce qui a trait à l'abondance des parasites, à la morphologie et au régime alimentaire. Les analyses ultérieures ont donc été effectuées sans tenir compte des sexes. La période d'échantillonnage s'étant étalée sur huit semaines au lac Baie des Onze Île, il a été nécessaire de s'assurer qu'une différence entre les groupes n'était pas simplement le reflet d'une variation temporelle. Des régressions linéaires simples mettant en relation le jour julien et l'abondance de *S. ephemeridarum*, *E. salvelini*, *Crepidostomum* spp., *Tyloデルphys* sp. et les points noirs ainsi que le pourcentage de proies benthiques ont été effectuées à l'intérieur de chaque zone. Aucune relation significative n'ayant été observée ( $p > 0.05$ ) les analyses ont pu être effectuées sans tenir compte de la période d'échantillonnage.

Les différences intra-lacs, entre la faune parasitaire ainsi qu'entre les caractères morphologiques des ombles de fontaine littoraux et pélagiques, ont été examinées à l'aide d'analyses de fonction discriminante. Des analyses de fonctions discriminantes ont également été réalisées afin d'examiner les différences inter-lacs où les ombles de fontaine des deux lacs étaient comparés sans tenir compte des zones de capture. Toutes les variables étaient incluses dans le modèle, la procédure pas à pas n'ayant pas été utilisée, autant pour la faune parasitaire que pour la morphologie. Cette décision a été prise après avoir considéré que la morphologie du poisson était mieux représentée lorsque tous les caractères morphologiques étaient pris en compte. Afin d'être constant dans nos analyses, la procédure pas à pas n'a pas été non plus utilisée pour analyser les abondances des parasites. La longueur de la nageoire pectorale des individus littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles a été comparée à l'aide d'une analyse de covariance avec, comme covariables, la longueur totale et l'interaction longueur totale \* zone de capture. Pour *E. lateralis* et *S. edwardsii*, les comparaisons intra- et interlacs ont été effectuées à l'aide de tests de Mann-Whitney.

Le régime alimentaire a été analysé à partir du pourcentage moyen du poids sec des proies (Hyslop 1980). Le pourcentage moyen du poids sec des proies benthiques a été comparé entre les individus littoraux et pélagiques pour chaque lac, puis entre les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou, à l'aide de tests de *t* de Student. Afin d'éviter la redondance, ces analyses ont été effectuées seulement avec la catégorie benthique, la catégorie pélagique étant son complément. Les ombles de fontaine dont l'estomac était vide n'ont pas été inclus dans ces analyses.

## RÉSULTATS

### Faune parasitaire des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou

Les ombles de fontaine des deux lacs étaient infestés par les mêmes parasites soit *Echinorhynchus lateralis* (Acanthocephala), *Sterliadochona ephemeridarum* (Nematoda), *Eubothrium salvelini* (Cestoda), *Crepidostomum* spp. (Trematoda), *Tylodelphys* sp. (Trematoda), les points noirs (Trematoda) et *Salmincola edwardsii* (Copepoda) (Tableau 3). Les poissons acquièrent les quatre premiers par ingestion, lorsqu'ils se nourrissent d'hôtes intermédiaires infestés. Les trois derniers sont acquis par contact pendant les périodes de l'année où les larves sont à l'état libre dans l'eau, à la recherche d'un hôte sur lequel elles pourront se fixer ou pénétrer pour compléter leur cycle vital. Parmi les points noirs, la proportion de kystes durs / kystes mous était d'environ 1/10, indiquant qu'*Uvulifer* sp. était nettement plus abondant qu'*Apophallus* sp. *Crepidostomum* a été retrouvé dans l'intestin antérieur, dans les caeca pyloriques, dans l'intestin postérieur et dans la vésicule biliaire. Il est donc possible que nous ayons été en présence de plus d'une espèce.

Les prévalences de *S. ephemeridarum* et des points noirs atteignaient 100% dans tous les cas (Tableau 3). Des prévalences de 100% ont également été observées pour *E. salvelini* dans la zone littorale du lac Baie des Onze Îles et dans la zone pélagique du lac Caribou alors qu'elle était d'au moins 90% dans les deux autres zones. Au lac Baie des Onze Îles, la prévalence de *Tylodelphys* sp. était d'au moins 95 % dans les deux zones ainsi que celle de *Crepidostomum* spp. dans la zone littorale. La prévalence de *Crepidostomum* spp. était également supérieure à 95% dans la zone pélagique du lac

Tableau 3 : Prévalence des parasites infestant les ombles de fontaine provenant des zones littorales et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.

Parasite	Prévalence (%)			
	Baie des Onze Îles n = 47		Caribou n = 47	
	Littorale	Pélagique	Littorale	Pélagique
<i>Echinorhynchus lateralis</i> (ACANTHOCEPHALA)	59	80	70	71
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i> (NEMATODA)	100	100	100	100
<i>Eubothrium salvelini</i> (CESTODA)	100	90	91	100
<i>Crepidostomum</i> spp. (TREMATODA)	96	75	87	96
<i>Tylodelphys</i> sp. (TREMATODA)	96	95	65	67
Points noirs (TREMATODA)	100	100	100	100
<i>Salmincola edwardsii</i> (COPEPODA)	67	55	83	71



Caribou. L'infestation par *E. lateralis* et *S. edwardsii* était moins importante que par celle des autres parasites, leurs prévalences variant entre 59 et 83 % (Tableau 3).

## Comparaisons intra-lacs

### Faune Parasitaire

L'analyse de fonction discriminante a révélé des différences significatives d'infestation entre les poissons littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles (Lambda de Wilk : 0.615,  $F = 5.14$ ,  $p = 0.0009$ ; Tableau 4). La précision de la fonction discriminante était élevée pour les deux groupes : 22 des 27 (81%) individus littoraux et 15 des 20 (75%) individus pélagiques étaient correctement reclassés, pour un reclassement global de 79%. Les coefficients canoniques ont révélé que *S. ephemeridarum*, *Crepidostomum* spp. et *Tylodelphys* sp. étaient les variables qui contribuaient le plus à distinguer les deux groupes. *Crepidostomum* spp. était près de 4 fois plus abondant et *S. ephemeridarum* ainsi que *Tylodelphys* sp. étaient au moins 2 fois plus abondant chez les individus littoraux que chez les individus pélagiques. La distribution de fréquences des valeurs canoniques illustre le chevauchement entre les deux groupes (Figure 2). Au lac Caribou, aucune différence significative d'infestation entre les poissons provenant des deux zones n'a été observée ( $p = 0.4061$ ; Tableau 4). À peine 51% des individus étaient correctement reclassés par la fonction discriminante.

Aucune différence significative d'infestation par *E. lateralis* et *S. edwardsii* n'a été observée entre les poissons littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles (Mann-Whitney,  $p = 0.2058$  et  $p = 0.0566$  respectivement) et Caribou (Mann-Whitney,

Tableau 4 : Résultats des analyses de fonctions discriminantes comparant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles (Lambda de Wilk : 0.615,  $F = 5.14$ ,  $p = 0.0009$ ) et Caribou (Lambda de Wilk : 0.887,  $F = 1.04$ ,  $p = 0.4061$ ) ainsi que les abondances moyennes ( $\pm$  E.T.) de ces parasites (ajustées pour un poisson d'une longueur moyenne de 282.2 cm pour *Tylodelphys* sp. au lac Baie des Onze Îles et pour un poisson d'une longueur moyenne de 293.5 cm pour *S. ephemeridarum*, *E. salvelini*, *Tylodelphys* sp. et les points noirs au lac Caribou).

Parasite	Lac Baie des Onze Îles			Lac Caribou		
	Coefficients canoniques standardisés	Abondances ( $\pm$ E.T.)		Coefficients canoniques standardisés	Abondances ( $\pm$ E.T.)	
		Littorale n = 27	Pélagique n = 20		Littorale n = 23	Pélagique n = 24
<i>S. ephemeridarum</i>	0.485	736.07 (681.72)	339.40 (320.76)	-0.198	2556.52 (1387.29)	2363.00 (1429.81)
<i>E. salvelini</i>	-0.047	14.22 (16.77)	16.70 (19.24)	0.869	19.74 (19.06)	39.79 (54.84)
<i>Crepidostomum</i> spp.	0.791	24.70 (39.98)	6.15 (7.13)	0.368	13.91 (20.57)	10.88 (19.03)
<i>Tylodelphys</i> sp.	0.537	11.29 (9.95)	5.60 (5.15)	0.102	4.02 (1.31)	3.94 (5.24)
Points noirs	-0.345	588.89 (399.83)	655.25 (512.55)	-0.275	351.70 (407.63)	258.91 (273.67)

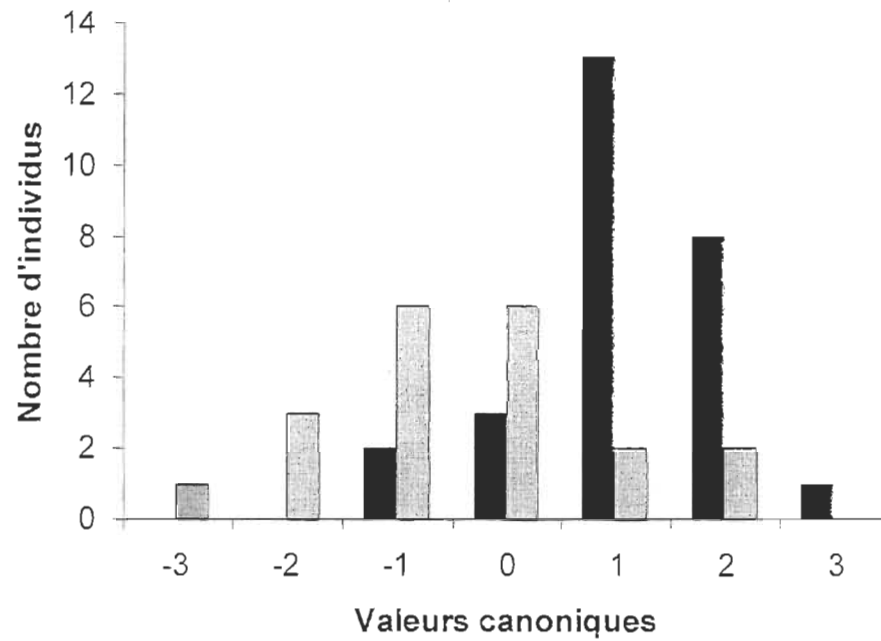


Figure 2 : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine littoraux (surfaces noires) et pélagiques (surfaces grises) du lac Baie des Onze Îles (reclassement : littoraux : 81%; pélagiques : 75%; reclassement global : 79%;  $p = 0.0009$ ).

$p = 0.8451$  et  $p = 0.0700$  respectivement). *S. edwardsii* avait toutefois tendance à être plus abondant chez les poissons littoraux que chez les poissons pélagiques dans les deux lacs (Tableau 5).

## Morphologie

Aucune différence significative de longueur totale n'a été observée entre les poissons des zones littorales et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (Tests de  $t$  de Student,  $p > 0.05$ ). L'analyse de fonction discriminante a révélé des différences significatives entre les caractères morphologiques des individus littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles (Lambda de Wilk : 0.569,  $F = 3.11$ ,  $p = 0.0070$ ; Tableau 6). La fonction discriminante a reclassé correctement 19 des 27 (70%) individus littoraux et 14 des 20 (70%) individus pélagiques, pour un reclassement global de 70%. Les coefficients canoniques ont révélé que la longueur de la mâchoire supérieure, la longueur de la mandibule, la hauteur du pédoncule et la hauteur du corps étaient les variables qui contribuaient le plus à distinguer les deux groupes (Tableau 6). Les longueurs de la mâchoire supérieure et de la mandibule ainsi que la hauteur du pédoncule étaient plus élevées chez les individus littoraux. La hauteur du corps était plus élevée chez les individus pélagiques (Tableau 6). La distribution de fréquences des valeurs canoniques illustre le chevauchement entre les deux groupes (Figure 3). Aucune différence significative de longueur de la pectorale entre les zones n'a été observée avec l'analyse de covariance univariée intégrant l'interaction zone de capture \* longueur totale ( $p = 0.6910$ ). Au lac Caribou, aucune différence significative n'a été observée

Tableau 5 : Résultats des tests de Mann-Whitney comparant les abondances de *Echinorhynchus lateralis* et *Salmincola edwardsii* chez les ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.

Parasite	Baie des Onze Îles			Caribou		
	Abondances ( $\pm$ E.T.)			Abondances ( $\pm$ E.T.)		
	Littorale n = 27	Pélagique n = 20	P	Littorale n = 23	Pélagique n = 24	P
<i>E. lateralis</i>	4.67 (12.15)	2.95 (3.15)	0.2058	4.13 (6.06)	9.46 (30.88)	0.8451
<i>S. edwardsii</i>	9.37 (11.34)	4.60 (10.76)	0.0566	14.65 (13.54)	6.88 (10.12)	0.0700

Tableau 6 : Résultats des analyses de fonction discriminantes comparant les caractères morphologiques des ombles de fontaine littoraux et pélagiques des lacs Baie des Onze Îles (Lambda de Wilk : 0.569,  $F = 3.11$ ,  $p = 0.0070$ ) et Caribou (Lambda de Wilk : 0.727,  $F = 1.35$ ,  $p = 0.2423$ ) ainsi que les mesures moyennes des caractères morphologiques (ajustées pour la longueur totale moyenne : 282.19 cm au lac Baie des Onze Îles et 293.47 cm au lac Caribou).

Caractère morphologique	Lac Baie des Onze Îles			Lac Caribou		
	Coefficients canoniques standardisés	Mesures (mm) ( $\pm$ E.T.)		Coefficients canoniques standardisés	Mesures (mm) ( $\pm$ E.T.)	
		Littorale n = 27	Pélagique n = 20		Littorale n = 23	Pélagique n = 24
Longueur de la mâchoire supérieure	-1.668	32.91 (3.14)	32.11 (2.70)	0.417	33.44 (3.77)	33.13 (2.93)
Longueur de la mandibule	1.787	38.23 (3.44)	36.53 (2.69)	0.011	38.21 (3.79)	38.05 (3.41)
Longueur du museau	0.441	14.55 (1.45)	13.88 (1.04)	0.464	14.77 (1.39)	14.74 (1.75)
Largeur de la mandibule	0.287	20.57 (2.76)	19.93 (3.21)	-0.450	21.57 (3.79)	22.79 (4.26)
Hauteur de la tête	0.090	36.64 (2.02)	36.41 (1.77)	-1.067	37.32 (2.08)	38.86 (1.67)
Hauteur du pédoncule	0.824	21.52 (1.22)	21.16 (1.05)	0.474	22.55 (0.96)	22.69 (1.06)
Longueur de la pectorale		36.18 (1.68)	36.28 (2.11)	-0.602	35.94 (2.51)	36.52 (2.67)
Longueur de la dorsale	0.072	27.33 (2.33)	27.48 (2.54)	0.199	28.73 (1.77)	28.69 (2.04)
Largeur du corps	-0.339	32.74 (2.86)	33.78 (2.11)	0.131	34.61 (2.36)	35.11 (2.12)
Hauteur du corps	-1.128	56.44 (3.52)	58.20 (3.75)	0.103	58.56 (4.75)	61.41 (3.44)

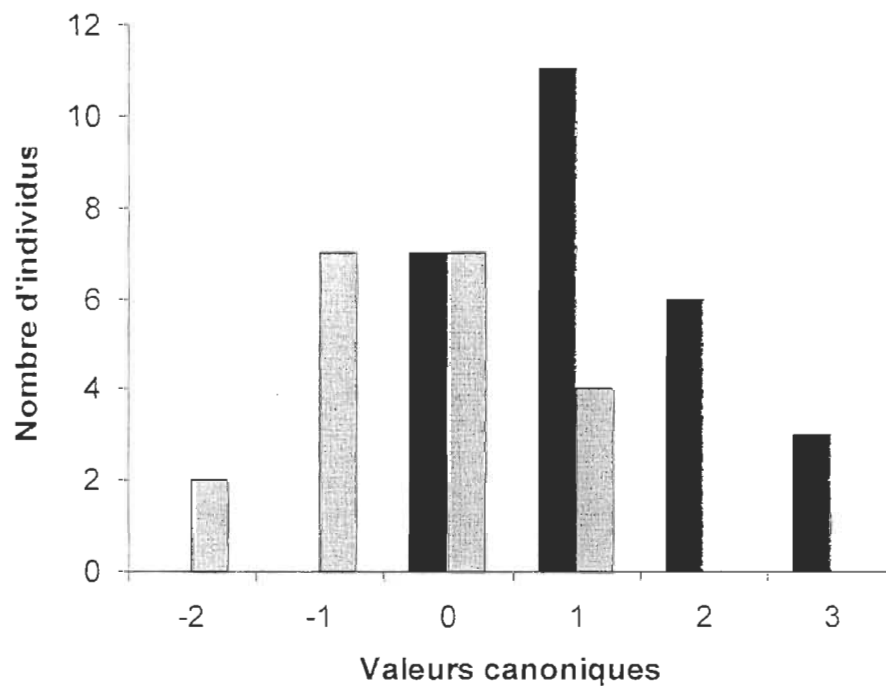


Figure 3 : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant les caractères morphologiques des ombles de fontaine littoraux (surfaces noires) et pélagiques (surfaces grises) du lac Baie des Onze Îles (reclassement : littoraux : 70%; pélagiques : 70%; reclassement global : 70%;  $p = 0.0070$ ).

entre les deux groupes ( $p = 0.2423$ ; Tableau 6). À peine 55% des individus étaient correctement reclassés par la fonction discriminante.

### **Relation entre la faune parasitaire et la morphologie des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles**

Une corrélation significative a été observée entre les valeurs canoniques obtenues avec les abondances des parasites et celles obtenues avec les caractères morphologiques des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles ( $p = 0.0002$ ,  $r = 0.52$ ; Figure 4).

### **Alimentation**

Au lac Baie des Onze Îles, le pourcentage moyen de proies benthiques retrouvés dans les estomacs était significativement plus élevé chez les individus littoraux que chez les individus pélagiques (test de  $t$  de Student,  $p = 0.0480$ ). Chez les individus littoraux, les proies benthiques comptait pour 76% du poids moyen total alors que chez les pélagiques celui-ci comptait pour 47%. Au moins 90% des proies retrouvées dans les estomacs de 66% des individus littoraux et de 21% des individus pélagiques étaient des proies benthiques (Figure 5). Au lac Caribou aucune différence significative de régime alimentaire n'a été observée entre les individus littoraux et pélagiques (test de  $t$  de Student,  $p = 0.1875$ ). Chez les individus littoraux, 60% du poids moyen des proies retrouvées dans les estomacs était composé de proies benthiques alors qu'il était de 47% chez les individus pélagiques. Au moins 90% des proies retrouvées dans les estomacs de 32% des individus littoraux et de 22% des individus pélagiques étaient des proies benthiques (Figure 5).



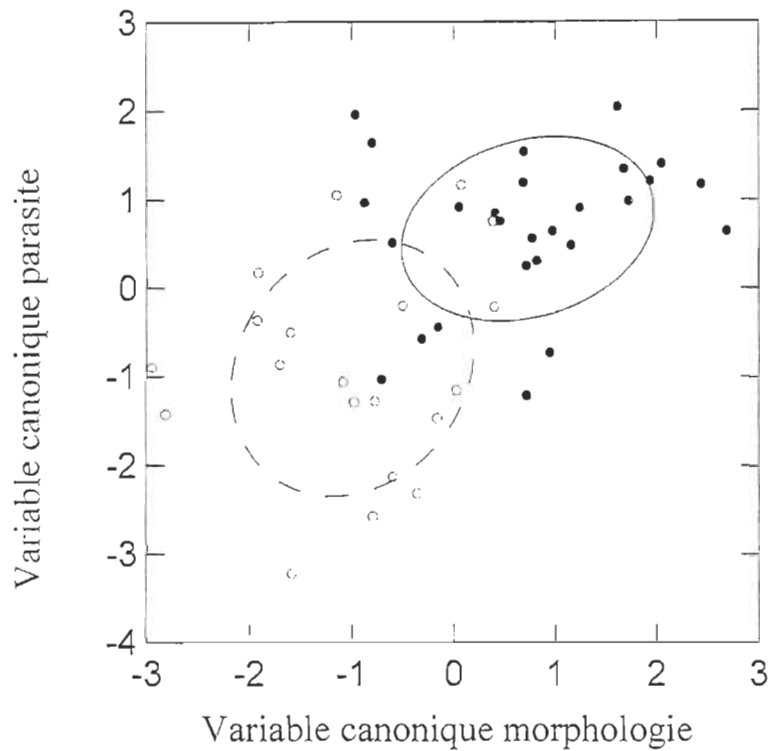
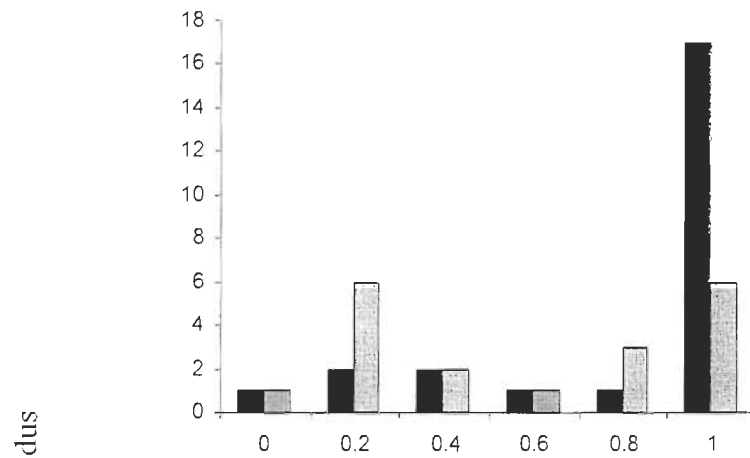


Figure 4 : Distribution des valeurs canoniques résultant des fonctions discriminantes obtenues avec les variables d'abondance des parasites et les variables morphologiques des ombles de fontaine littoraux (points noirs, ellipse continue) et pélagiques (points blancs, ellipse hachurée) du lac Baie des Onze Îles ( $p = 0.0002$ ,  $r = 0.52$ ). La taille des ellipses a été réglée pour une valeur de probabilité de 0.5 autour des centroïdes.

Lac Baie des Onze Îles. Littoraux : n = 24, Pélagiques : n = 19



Lac Caribou. Littoraux : n = 23, Pélagiques : n = 24

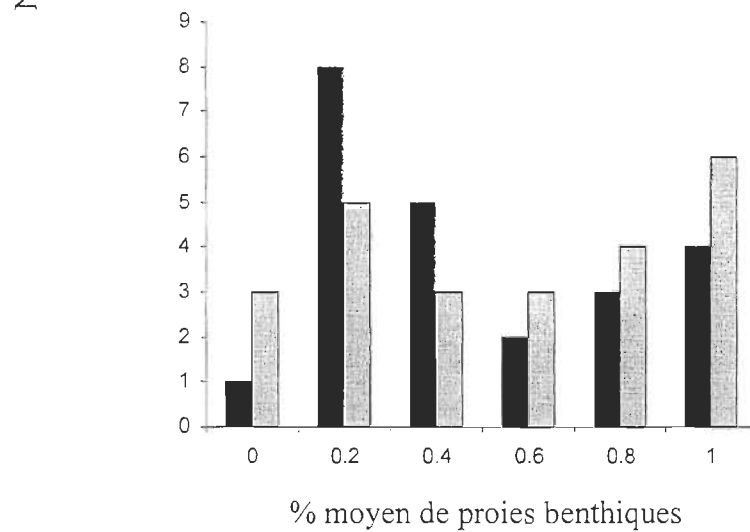


Figure 5 : Distribution de fréquences du pourcentage moyen de proies benthiques retrouvées dans les estomacs des ombles de fontaine littoraux (surfaces noires) et pélagiques (surfaces grises) des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.

## Comparaisons inter-lacs

### Faune parasitaire

L'analyse de fonction discriminante a révélé des différences significatives d'infestation entre les poissons des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (Lambda de Wilk : 0.403,  $F = 25.78$ ,  $p < 0.0001$ ; Tableau 7). La fonction discriminante a correctement reclassé 41 des 47 individus (87%) du lac Baie des Onze Îles et 40 des 47 individus (87%) du lac Caribou pour un reclassement global d'une précision de 87%. Les coefficients canoniques révélaient que *S. ephemeridarum*, *E. salvelini*, *Tylodelphys* sp. et les points noirs étaient les variables qui contribuaient le plus à distinguer les deux groupes. Les points noirs et *Tylodelphys* sp. étaient près de deux fois plus abondants chez les poissons du lac Baie des Onze Îles que chez ceux du lac Caribou. *Sterliadochona ephemeridarum* était près de quatre fois plus abondant et *E. salvelini* près de deux fois plus abondant chez les poissons du lac Caribou que chez ceux du lac Baie des Onze Îles (Tableau 7). La distribution de fréquences des valeurs canoniques illustre le chevauchement entre les deux groupes (Figure 6). Aucune différence significative d'infestation par *E. lateralis* et *S. edwardsii* n'a été observée entre les poissons des deux lacs ( $p = 0.5421$  et  $0.1254$  respectivement; Tableau 8).

### Morphologie

Aucune différence significative de longueur totale n'a été observée entre les poissons des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (Tests de  $t$  de Student,  $p > 0.05$ ). L'analyse de fonction discriminante a révélé des différences significatives entre les

Tableau 7 : Résultats de l'analyse de fonctions discriminantes comparant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (Lambda de Wilk : 0.403,  $F = 25.78$ ,  $p < 0.0001$ ) ainsi que les abondances moyennes ( $\pm$  E.T.) des ces parasites (ajustées pour un poisson d'une longueur moyenne de 288.3 cm pour *S. ephemeridarum*, *Tylodelphys* sp. et *Crepidostomum* spp.)

Parasite	Coefficients canoniques standardisés	Abondances ( $\pm$ E.T.)	
		Baie des Onze Îles n = 47	Caribou n = 47
<i>S. ephemeridarum</i>	0.853	621.96 (666.41)	2403.98 (1397.25)
<i>E. salvelini</i>	0.233	15.28 (17.70)	29.98 (42.21)
<i>Crepidostomum</i> spp.	0.049	17.82 (25.66)	16.14 (19.11)
<i>Tylodelphys</i> sp.	-0.479	8.42 (8.54)	4.43 (5.34)
Points noirs	-0.340	617.13 (447.18)	304.31 (365.13)

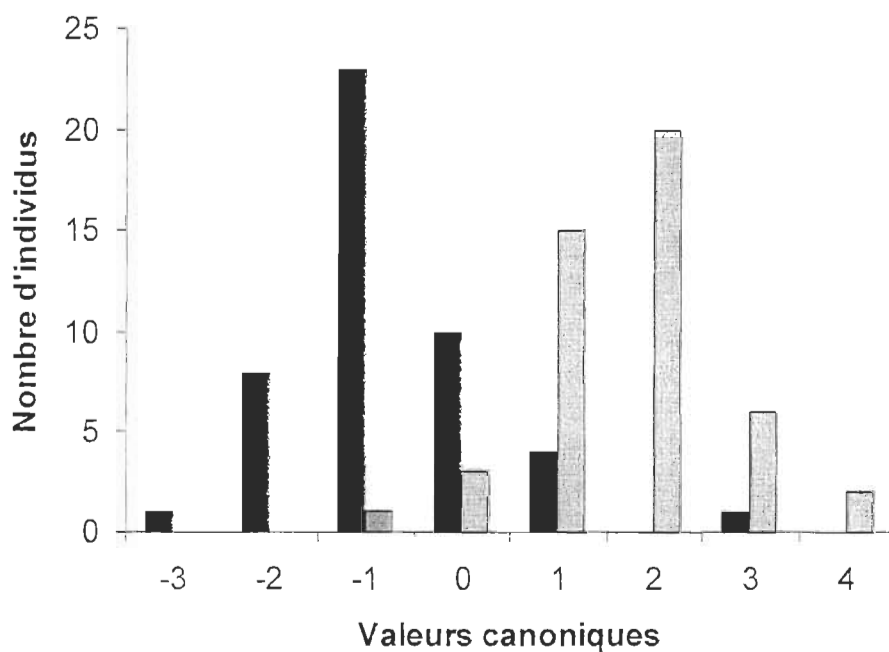


Figure 6 : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant l'abondance des parasites chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles (surfaces noires) et Caribou (surfaces grises) (reclassement : Baie des Onze Îles : 87% ; Caribou : 87% ; reclassement global : 87 %;  $p < 0.0001$ ).

Tableau 8 : Résultats des tests de Mann-Whitney comparant les abondances de *Echinorhynchus lateralis* et *Salmincola edwardsii* chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.

Parasite	Abondances ( $\pm$ E.T.)		P
	Baie des Onze Îles n = 47	Caribou n = 47	
<i>E. lateralis</i>	3.94 (9.40)	6.85 (22.40)	0.5421
<i>S. edwardsii</i>	7.34 (11.23)	10.68 (12.42)	0.1254

caractères morphologiques des individus des deux lacs (Lambda de Wilk : 0.784,  $F = 2.28$ ,  $p = 0.0203$ ; Tableau 9). La fonction discriminante a reclassé correctement 28 des 47 (60%) poissons du lac Baie des onze Îles et 31 des 47 (66%) poissons du lac Caribou pour un reclassement global de 63%. Les coefficients canoniques ont révélé que la nageoire pectorale, plus longue chez les poissons du lac Baie des Onze Îles, était le caractère morphologique qui distinguait le mieux les deux groupes (Tableau 9). La distribution de fréquences des valeurs canoniques illustre le chevauchement entre les deux groupes (Figure 7).

#### **Relation entre la faune parasitaire et la morphologie des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou**

Une corrélation significative a été observée entre les valeurs canoniques obtenues avec les abondances des parasites et celles obtenues avec les caractères morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou ( $p = 0.0013$ ,  $r = 0.33$ ; Figure 8).

#### **Alimentation**

Aucune différence significative n'a été observée (test de  $t$  de Student,  $p = 0.3700$ ) entre le régime alimentaire des poissons des lacs Caribou et Baie des Onze Îles. Autant de proies benthiques et pélagiques ont été retrouvées dans les estomacs des ombles de fontaine des deux lacs.

Tableau 9 : Résultats de l'analyse de fonction discriminante comparant les caractères morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (Lambda de Wilk : 0.784,  $F = 2.28$ ,  $p = 0.0203$ ). Les mesures sont ajustées pour un poisson d'une longueur totale de 288.3 cm.

Caractère morphologique	Coefficients canoniques standardisés	Mesures (mm) ( $\pm$ E.T.)	
		Baie des Onze Îles n = 47	Caribou n = 47
Longueur de la mâchoire supérieure	0.155	33.30 (2.88)	32.59 (3.34)
Longueur de la mandibule	-0.231	38.36 (3.11)	37.28 (3.57)
Longueur du museau	0.278	14.59 (1.26)	14.43 (1.57)
Largeur de la mandibule	0.214	20.77 (2.94)	21.71 (3.91)
Hauteur de la tête	-0.019	37.26 (1.77)	37.38 (2.02)
Hauteur du pédoncule	0.385	21.76 (1.03)	22.22 (1.00)
Longueur de la pectorale	-0.946	36.91 (1.65)	35.47 (2.58)
Longueur de la dorsale	0.247	27.91 (2.33)	28.19 (1.90)
Largeur du corps	0.251	33.85 (2.33)	34.20 (2.24)
Hauteur du corps	0.154	58.42 (3.56)	59.42 (4.18)



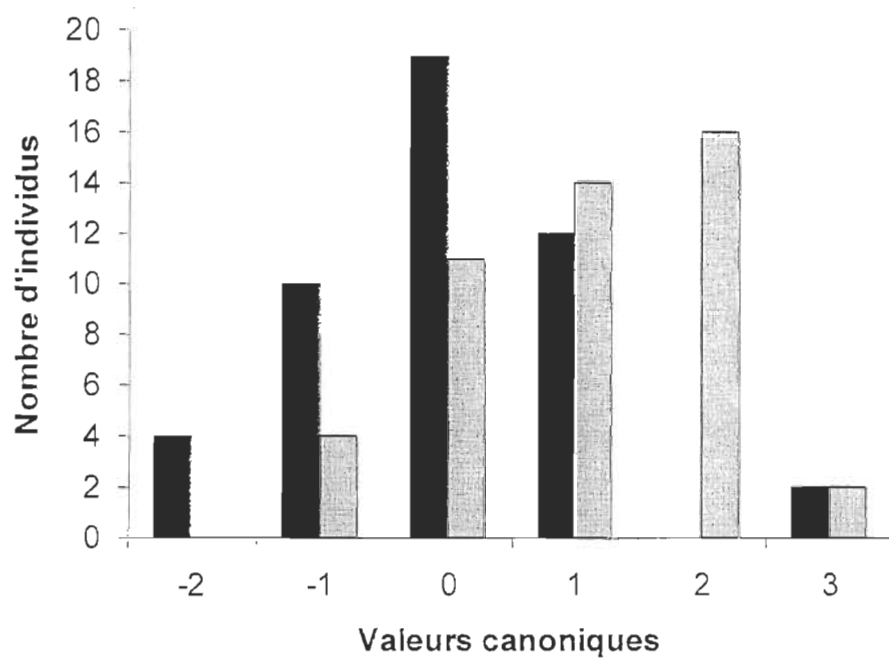


Figure 7 : Distribution de fréquences des valeurs canoniques discriminant les variables morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles (surfaces noires) et Caribou (surfaces grises) (reclassement : Baie des Onze Îles : 60%; Caribou : 66%; reclassement global : 63 %,  $p = 0.0200$ ).

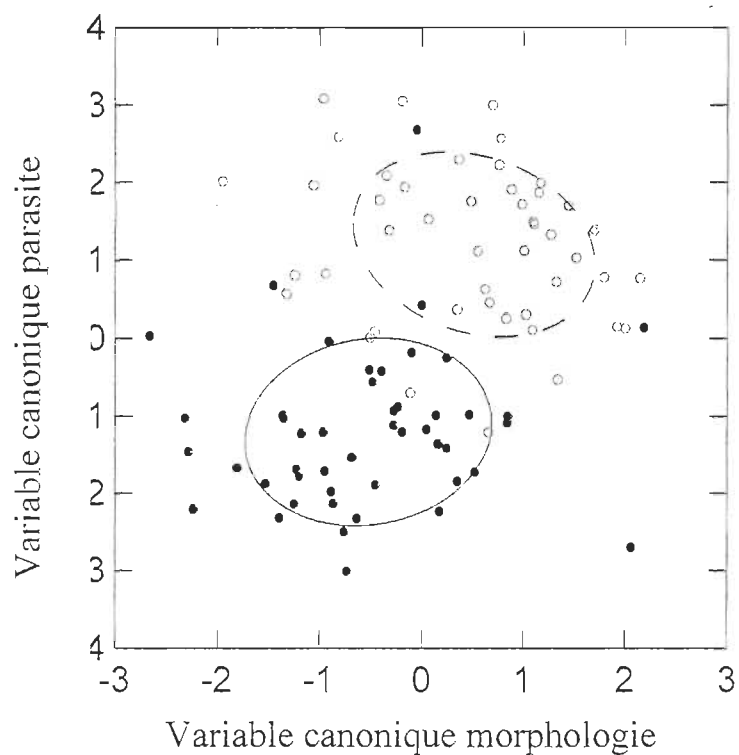


Figure 8 : Distribution des valeurs canoniques résultant des fonctions discriminantes obtenues avec les variables d'abondance des parasites et les variables morphologiques des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles (points noirs, ellipse continue) et Caribou (points blancs, ellipse hachurée) ( $p = 0.0013$ ,  $r = 0.33$ ). La taille des ellipses a été réglée pour une valeur de probabilité de 0.5 autour des centroïdes.

## DISCUSSION

La faune parasitaire a été utilisée comme indicateur d'une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat chez de nombreuses espèces de poissons. Une corrélation entre la zone de capture et la faune parasitaire infestant des ombles chevaliers (Dorucu *et al.* 1995; Knudsen 1995; Knudsen *et al.* 1996; Knudsen *et al.* 1997), des crapets arlequins (Wilson *et al.* 1996), des crapets-soleils (Robinson *et al.* 2000), des corégones lavarets (Knudsen *et al.* 2003) a été observée. Selon qu'ils aient été capturés en zones littorale ou pélagique, les poissons étaient plus fortement infestés par des parasites qui utilisent des organismes benthiques ou pélagiques comme hôtes intermédiaires. Des résultats semblables ont été obtenus au lac Baie des Onze Îles : la faune parasitaire des ombles de fontaine capturés en zone littorale était différente de celle des ombles de fontaine capturés en zone pélagique. Au lac Caribou, aucune différence significative d'infestation n'a été observée entre les ombles de fontaine littoraux et pélagiques.

À l'exception du cestode *E. salvelini*, la zone littorale était l'habitat principal des hôtes intermédiaires de tous les parasites et était plus favorable à leur transmission que la zone pélagique (Tableau 10). *Eubothrium salvelini* utilise un *Cyclops* comme premier hôte intermédiaire. Une étude limnologique réalisée antérieurement dans les lacs du PNLM (Services de la conservation des ressources naturelles, Environnement Canada, Parcs Canada 1981) révélait la présence de *Diacyclops thomasi* et *Mesocyclops edax* dans le zooplancton des lacs Baie des Onze Îles et Caribou. Bien que ces deux espèces de copépodes soient généralement considérées comme étant des organismes

Tableau 10 : Parasites retrouvés dans les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou ainsi que leur hôte définitif et le ou les hôtes intermédiaires requis pour compléter leur cycle de vie. La zone favorable à leur acquisition par le poisson est la zone correspondant à l'habitat de l'hôte intermédiaire, pour les parasites acquis par ingestion, ou la zone qui peut être fréquentée par tous les hôtes, pour les parasites acquis par contact.

Parasite	Hôte définitif	Hôte intermédiaire	Mode d'acquisition des parasites par le poisson	Zone favorable à leur acquisition
<i>Echinorhynchus lateralis</i> (ACANTHOCEPHALA)	Poisson	Amphipoda	Ingestion	Littorale
<i>Sterliadochona ephemeridarum</i> (NEMATODA)	Poisson	Ephemeroptera	Ingestion	Littorale
<i>Eubothrium salvelini</i> (CESTODA)	Poisson	Copepoda	Ingestion	Pélagique et littorale
<i>Crepidostomum</i> spp. (TREMATODA)	Poisson	(1) Bivalvia (2) Ephemeroptera, Amphipoda, Écrevisse	Ingestion	Littorale
<i>Tylodelphys</i> sp. (TREMATODA)	Oiseau piscivore	(1) Gastropoda (2) Poisson	Contact	Littorale
Points noirs (TREMATODA)	Oiseau piscivore	(1) Gastropoda (2) Poisson	Contact	Littorale
<i>Salmincola edwardsii</i> (COPEPODA)	Poisson		Contact	Littorale

planctoniques pélagiques, elles peuvent être retrouvées pendant une bonne partie de l'année dans les sédiments de la zone littorale (Cole 1955). Par conséquent, *E. salvelini* n'était pas un bon indicateur de la zone utilisée, celui-ci pouvant être acquis par l'omble de fontaine autant en zone littorale que pélagique.

### Comparaisons intra-lacs

Chez les ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles, l'examen de la faune parasitaire a révélé des différences d'alimentation et d'utilisation de l'habitat entre les individus littoraux et pélagiques. *Sterliadochona ephemeridarum* et *Crepidostomum* spp., sont des parasites transmis par l'alimentation lorsqu'un poisson consomme un éphéméroptère infesté. Ces parasites étaient plus abondants chez les ombles de fontaine littoraux, indiquant que ces poissons se nourrissent d'une plus grande quantité d'éphéméroptères que les ombles de fontaine pélagiques. De plus, les abondances plus importantes de *Tylodelphys* sp. chez les ombles de fontaine littoraux témoignaient de leur contact plus fréquent avec les gastéropodes, donc d'une présence plus assidue en zone littorale que les ombles de fontaine pélagiques. Bien que les métacercaires provoquant les points noirs soient elles aussi transmises par les gastéropodes, il est possible que la différence peu importante observée entre les individus littoraux et pélagiques soit due au fait que ces métacercaires ont une longue durée de vie. La transmission d'*Apophallus* sp. entre le premier hôte intermédiaire, un gastéropode, et le deuxième hôte intermédiaire, le poisson, serait particulièrement élevée en septembre et octobre (Miller 1942). Ainsi, quelque soit leur spécialité alimentaire, les ombles de fontaine pourraient être infestés lorsqu'ils vont, en automne, frayer en zone littorale et

pourraient accumuler les métacercaires au fil des ans. L'acanthocéphale *E. lateralis* est transmis par un amphipode, un invertébré de la zone littorale. Il ne s'est toutefois pas révélé être un bon indicateur de la zone. Quant au copépode *S. edwardsii*, même si son abondance n'a jamais été significativement différente entre les zones, il avait tendance à être plus abondant dans les zones littorales des deux lacs.

Le chevauchement des distributions de fréquences des valeurs canoniques des abondances de parasites observé entre les ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles suggère que, même si à long terme certains poissons sont spécialistes d'une zone, tous s'alimentent dans les deux zones durant certaines périodes de l'année. Il n'est toutefois pas nécessaire que des individus utilisent une ressource de façon exclusive pour assister à une spécialisation dans l'utilisation d'un habitat (Robinson *et al.* 1993; Wilson *et al.* 1996). La ségrégation d'habitat est souvent rompue en période d'abondance de la ressource (Hindar et Jonsson 1982; Frandsen *et al.* 1989; Meyer 1989; Malmquist *et al.* 1992), suggérant que la spécialisation se développe lorsque survient un besoin de réduire la compétition.

La morphologie des ombles de fontaine littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles était différente alors que chez les ombles de fontaine du lac Caribou, aucune différence significative n'a été observée entre les individus littoraux et pélagiques. Bourke *et al.* (1997) ainsi que Dynes *et al.* (1999) avaient observé des différences morphologiques entre des ombles de fontaine littoraux et pélagiques dans quelques lacs du bouclier canadien. Ceux-ci se distinguaient au niveau de leurs nageoires pectorales (Bourke *et al.* 1997; Dynes *et al.* 1999) et dorsales (Dynes *et al.* 1999) plus longues chez les individus littoraux que chez les pélagiques.

Pour associer des caractères morphologiques à un comportement trophique, il est nécessaire que les différences observées aient une signification fonctionnelle et qu'elles reflètent l'utilisation de la ressource (Schluter et McPhail 1992; Robinson et Wilson 1994). Quatre caractères morphologiques distinguaient particulièrement les poissons littoraux et pélagiques du lac Baie des Onze Îles. Trois d'entre eux, la longueur de la mâchoire supérieure, la longueur de la mandibule et la hauteur du pédoncule, variaient dans une direction qui conféraient aux individus une morphologie mieux adaptée à exploiter soit la zone littorale, soit la pélagique : la bouche plus longue observée chez les individus littoraux devrait faciliter la consommation des proies benthiques (Gatz 1979), plus grosses que les proies de la zone pélagique, alors qu'un pédoncule plus haut devrait favoriser les propulsions effectuées en zone littorale (Webb 1982; 1984). Toutefois, la hauteur du corps, plus élevées chez les ombles de fontaine pélagiques, ne répondait pas d'un point de vue fonctionnel à une adaptation morphologique permettant d'être plus efficace dans cette zone. Au contraire, un corps moins haut, donc plus fusiforme, devrait améliorer la performance de la nage soutenue, pratiquée par les poissons en zone pélagique (Webb 1982; Webb 1984). Chez une population de crapets arlequins qui se distinguaient morphologiquement en deux groupes, une forme littorale et une forme pélagique, les individus de forme littorale avaient les nageoires pectorales plus courtes que les individus de forme pélagique (Robinson *et al.* 1993), ce qui, d'un point de vue fonctionnel, ne correspond pas à une morphologie adaptée à la ressource exploitée. Le relâchement de caractère pourrait être un processus contraignant qui ne suivrait pas nécessairement le tracé prévu (Robinson *et al.* 1993).

L'analyse des contenus stomacaux des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles suggère qu'il y a spécialisation alimentaire mais quelle est moins prononcée chez les individus pélagiques que chez les individus littoraux. Les proies consommées par les poissons littoraux proviennent en grande partie de la zone littorale alors que les proies consommées par les poissons pélagiques proviennent des deux zones. Bourke *et al.* (1997) ont eux aussi observés que les ombles de fontaine littoraux étaient plus fidèles à la zone littorale que les ombles de fontaine pélagiques à la zone pélagique. Chez des populations de crapets arlequins où un polymorphisme avait été observé, Robinson *et al.* (2000) rapportaient que les deux formes se nourrissaient de proies benthiques mais que les individus pélagiques ajoutaient à leur régime alimentaire une quantité importante de plancton. La compétition serait donc élevée en zone littorale puisque tous les individus l'exploitent à différents degrés. La ressource de la zone pélagique pourrait être complémentaire et les poissons qui en tireraient profit pourraient alors être avantagés par rapport à ceux qui ne s'en tiendraient qu'à la zone littorale. L'hypothèse que la compétition pourrait désavantager les spécialistes de la zone littorale a d'ailleurs été soulevée par Venne et Magnan (1995). Lors de leur étude sur la distribution spatiale des jeunes de l'année, ils ont observé qu'en juillet les jeunes appartenant au groupe littoral étaient en meilleure condition que ceux de la zone plus profonde. Cependant, au fur et à mesure que la saison progressait, la condition des individus littoraux diminuait tandis que celle du groupe profond demeurait stable. Les auteurs ont suggéré que cette diminution pourrait être attribuable à une compétition intense en zone littorale (Venne et Magnan 1995). Au lac Caribou, l'analyse des contenus stomacaux indiquait que le régime alimentaire entre les deux groupes était semblable.



La corrélation significative observée entre l'abondance des parasites et les caractères morphologiques des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles suggère que ce sont les mêmes individus qui sont dotés d'une morphologie et d'une faune parasitaire propre à chacune des zones et vient appuyer l'hypothèse d'une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat chez ces poissons. Cette spécialisation semble toutefois absente ou peu prononcée chez les ombles de fontaine du lac Caribou.

La faune parasitaire, la morphologie et l'analyse des contenus stomacaux sont trois indicateurs qui fournissent des informations sur des échelles temporelles différentes. L'analyse des contenus stomacaux révèle ce que l'individu a consommé quelques jours avant sa capture et n'est pas nécessairement indicatrice de ses habitudes à long terme. De plus, certains organismes peuvent être digérés trop rapidement pour être observés dans les contenus stomacaux (Gannon 1976) ou être consommés à d'autres périodes de l'année que celle où a eu lieu l'échantillonnage. Par exemple, aux lacs Baie des Onze Îles et Caribou, la majorité des ombles de fontaine examinés étaient infestés par le cestode *E. salvelini* qui utilise un copépode comme hôte intermédiaire. Toutefois, aucun copépode n'a été observé lors de l'examen des contenus stomacaux. Suite à l'analyse de contenus stomacaux d'ombles de fontaine vivant en allopatrie dans de nombreux lacs du bouclier canadien, Magnan (1988) ainsi que Lacasse et Magnan (1992) ont observé que les copépodes étaient rarement présents dans les estomacs. Par ailleurs, plusieurs ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou étaient infestés par l'acanthocéphale *E. lateralis* qui utilise un amphipode comme hôte intermédiaire alors que seulement deux amphipodes ont été retrouvés dans tous les estomacs examinés.

La faune parasitaire fournit des indications à court ou à long terme sur la biologie de l'hôte, selon longévité des parasites en cause (Arthur 1997). À l'exception des métacercaires qui peuvent demeurer enkystées dans le tégument des poissons pendant plus d'une année (Wilson *et al.* 1996), les parasites retrouvés chez les ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou sont probablement annuels (Moravec 1971; Aho et Kennedy 1984; Thomas 1958; Awachie 1968; Hare et Burt 1975; Kennedy et Burrough 1977). Ils fournissent donc des indications sur les habitudes des poissons à partir du moment où leur transmission a débuté et qui, généralement, correspond à l'arrivée du printemps (Richardson 1937; Miller 1942; Sandeman et Pippy 1967; Hare et Burt 1975; Kennedy et Burrough 1977; Esch et Hazen 1982; Hernandez et Muzzall 1998). La transmission de certains parasites, comme *C. farionis* (Thomas 1958; Awachie 1968; Hare et Burt 1975) et *E. lateralis* (Kolasa et Curtis 1995), pourrait également avoir lieu pendant l'hiver. L'ensemble de la faune parasitaire qui infeste un individu fournit donc des indications sur l'habitat fréquenté depuis au moins quelques semaines ou quelques mois.

Les caractères morphologiques quant à eux opèrent sur une autre échelle temporelle. Une morphologie spécialisée implique un compromis : la valeur sélective d'une forme sera favorisée dans une zone mais défavorisée dans l'autre (Webb 1984; Schluter 1996; Proulx et Magnan 2002; Robinson et Parsons 2002). Par conséquent, les coûts d'une morphologie spécialisée ne peuvent être justifiables que dans un environnement qui demeure stable pendant plusieurs générations (Robinson et Wilson 1994). La disponibilité et la stabilité d'environnements distincts sont les conditions de base de la spécialisation (Futuyma et Moreno 1988; Robinson et Wilson 1994; Smith et

Skulason 1996) et de l'évolution d'un polymorphisme trophique (Malmquist *et al.* 1992; Smith et Skulason 1996).

## Comparaisons inter-lacs

Contrairement à nos attentes, des résultats différents ont été obtenus avec les deux lacs. Quelque soit l'indicateur utilisé, tout indiquait la présence d'une spécialisation dans l'utilisation de l'habitat chez les ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles tandis que cette divergence semblait absente ou peu prononcée au lac Caribou. Ces résultats suggèrent que sur certains aspects, ces lacs seraient suffisamment différents pour qu'une spécialisation se développe nettement dans un et non dans l'autre. Alors que les caractéristiques chimiques des deux lacs sont semblables, leurs caractéristiques physiques diffèrent considérablement. La superficie est près de trois fois et la profondeur moyenne près de deux fois supérieures au lac Caribou qu'au lac Baie des Onze Îles. Par ailleurs, des cartes bathymétriques produites par le PNLM, ont permis de déterminer que 15% du volume du lac Baie des Onze Îles et 4.4% du volume du lac Caribou ont moins de 5 m de profondeur (Service de la conservation des ressources naturelles, Environnement Canada, Parcs Canada 1981). La zone littorale est donc au moins trois fois plus importante au lac Baie des Onze Îles qu'au lac Caribou.

Suite à l'analyse des caractères morphologiques de 22 populations de crapets arlequins vivant en allopatrie, Robinson *et al.* (2000) avaient observé que l'importance des divergences morphologiques entre les individus littoraux et pélagiques était négativement reliée à l'importance de la zone pélagique. Les auteurs suggéraient qu'un lac ayant une zone pélagique importante offrait une diversité réduite d'habitats. La

sélection était ainsi fortement unidirectionnelle et favorisait chez les poissons une morphologie pélagique (Robinson *et al.* 2000). Nos résultats concordent avec cette hypothèse. Les résultats des comparaisons intra-lacs suggèrent une sélection bidirectionnelle dans le lac Baie des Onze Îles et unidirectionnelle, vers une forme pélagique, au lac Caribou où la zone pélagique est profonde et dominante.

Les poissons du lac Baie des Onze Îles sont plus fortement infestés par les trématodes *Tylodelphys* sp. et les points noirs que les poissons du lac Caribou. Les premiers hôtes intermédiaires de ces trématodes sont des gastéropodes, connus pour habiter la végétation aquatique des zones littorales des lacs. Miller (1942) avait observé que les ombles de fontaine étaient fortement infestés par *Apophallus brevis*, un des trématodes qui causent les points noirs, dans les lacs où il y avait plusieurs baies peu profondes et où poussait une végétation aquatique abondante. À l’opposé, les ombles de fontaine étaient peu infestés dans les lacs où les rives étaient abruptes et où la végétation aquatique était peu abondante (Miller 1942).

L’infestation près de quatre fois plus importante par *S. ephemeridarum* au lac Caribou indique que les poissons de ce lac se nourrissent d’une plus grande quantité d’éphéméroptères que ceux du lac Baie des Onze Îles. Bien que les larves d’éphéméroptères soient généralement considérées comme des proies benthiques de la zone littorale, certains genres tel *Hexagenia* peuvent habiter les zones relativement profondes d’un lac (Lyman 1943). Les nymphes d’*Hexagenia* recherchent un milieu riche en O<sub>2</sub> dissous. Dans un lac du Michigan, leur distribution était limitée par la profondeur de la thermocline, à environ 15 m, et sous laquelle une chute radicale de la concentration en O<sub>2</sub> dissous était observée (Lyman 1943). *Hexagenia* représentait une

proportion importante des éphéméroptères retrouvés dans les estomacs des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou (obs. pers.). Au lac Caribou, les concentrations en O<sub>2</sub> dissous dans l'hypolimnion sont de 10,2 ppm, à peine inférieures aux 10,9 ppm du métalimnion (Service de la conservation des ressources naturelles, Environnement Canada, Parcs Canada 1997). En comparaison avec le lac Baie des Onze Îles, où cette concentration passe de 8.9 à 4.3 ppm entre le métalimnion et l'hypolimnion, le lac Caribou semble être des plus adéquat pour soutenir une forte population d'éphéméroptères, du moins certaines espèces. Ainsi, les ombles de fontaine du lac Caribou pourraient s'alimenter en abondance de ces proies autant dans les sédiments de la zone sublittorale que dans la colonne d'eau, lorsqu'elles émergent des profondeurs du lac.

Les abondances élevées du cestode *E. salvelini* au lac Caribou suivent la même tendance que ceux obtenus par Marcogliese et Cone (1991). Ces derniers avaient observé que *E. salvelini*, qui utilise un copépode du genre *Cyclops* comme hôte intermédiaire, était présent surtout dans les grands lacs profonds. Bérubé et Curtis (1986) avaient observé, chez des ombles chevaliers, des différences significatives d'infestation par le cestode *Dyphillobothrium ditremum* qui utilise également un copépode comme premier hôte intermédiaire. Les ombles chevaliers provenaient de deux lacs voisins et semblables au niveau de leur taille, profondeur moyenne et communauté ichthyologique. Les auteurs attribuaient ces différences d'infestation aux différences morphométriques des deux lacs. Dans le lac pourvu d'une zone littorale importante, les ombles chevalier consommaient du benthos pendant toute la saison et étaient peu infestés par *D. ditremum* qui utilise un copépode comme premier hôte

intermédiaire. Dans le lac où la zone littorale était peu développée, les ombles chevalier se tournaient, en été, vers une alimentation plus pélagique et étaient, par conséquent, plus sujets à être infestés par le cestode (Bérubé et Curtis 1986).

Les nageoires pectorales plus longues des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles suggèrent que ces individus exploitent une ressource plus benthique que les ombles de fontaine du lac Caribou. Ce caractère morphologique s'est révélé être indicateur d'une spécialisation intraspécifique dans l'exploitation de la ressource, entre autres chez l'omble chevalier (Malmquist *et al.* 1992), le crapet arlequin (Ehlinger et Wilson 1988 ; Wilson *et al.* 1996) et l'omble de fontaine (Bourke *et al.* 1997; Proulx et Magnan 2002). Des nageoires pectorales longues faciliteraient l'exécution des mouvements lents et précis, nécessaires à la capture des proies benthiques (Gatz 1979), et sont caractéristiques des utilisateurs de la zone littorale.

L'analyse des contenus stomacaux n'a pas permis de distinguer les deux populations d'ombles de fontaine. Ces résultats proviennent probablement du fait que cet indicateur ne permet pas de dévoiler certaines informations sur l'habitat et les habitudes alimentaires à long terme des individus. Par exemple, la présence des gastéropodes n'est pas mise en évidence par cet indicateur. Toutefois, d'après les taux d'infestation par des parasites qui utilisent cet invertébré comme hôte intermédiaire, leur abondance semble particulièrement élevée au lac Baie des Onze Îles. De plus, aucun copépode n'a été observé dans les estomacs alors que la présence de *E. salvelini* témoigne qu'ils sont bien une composante de l'alimentation des ombles de fontaine des lacs Baie des Onze Îles et Caribou.

La morphologie d'un lac a d'importants effets sur sa physique, sa chimie et sa biologie (Wetzel 1983; Horne et Goldman 1994). De par son pouvoir de structurer les communautés d'invertébrés, elle influence l'abondance et la disponibilité de la ressource. Elle a donc un impact sur le régime alimentaire (Lacasse et Magnan 1992; Magnan *et al.* 1994), la transmission de parasites (Bailey et Margolis 1987; Marcogliese et Cone 1991; Sousa et Grosholz 1991; Marcogliese et Compana 1999) et la morphologie des poissons (Hindar et Jonsson 1982; Robinson et Wilson 1994; Jonsson et Jonsson 2001). Plusieurs études ont démontré l'influence de la morphométrie d'un lac sur la production secondaire : Hanson et Peters (1984) ainsi que Plante et Downing (1989) ont observé que l'abondance du zoobenthos était négativement reliée à la profondeur moyenne d'un lac. Beckett *et al.* (1992) ont démontré que la densité totale d'invertébrés dans les herbiers était élevée comparativement à celle de la colonne d'eau et que les herbiers abritaient, notamment, une forte densité de gastéropodes. De leur côté, Lacasse et Magnan (1992) ont observé que les ombles de fontaine consommaient plus de benthos que de zooplancton dans les lacs plus productifs. La profondeur moyenne du lac Baie des Onze Îles est près de deux fois moins élevée que celle du lac Caribou. L'importance de sa zone littorale favorise la présence de macrophytes et d'une communauté benthique importante. L'infestation élevée des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles par *Tylodelphys* sp. et les points noirs, des parasites qui utilisent des gastéropodes comme hôtes intermédiaires, reflète une présence assidue dans la végétation aquatique, en zone peu profonde. L'abondance et la distribution des hôtes intermédiaires et définitifs étant dépendants de la structure de l'habitat, celle-ci influence directement la transmission des parasites (Bailey et Margolis 1987; Marcogliese et Cone

1991; Sousa et Grosholz 1991). Les poissons provenant de lacs peu profonds sont plus fortement infestés par les stades larvaires de trématodes que ceux provenant de grands lacs profonds (Marcogliese et Cone 1991; Due et Curtis 1995; Bergeron *et al.* 1997). Les ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles étaient plus infestés par les stades larvaires des trématodes *Tylodelphys* sp. et les points noirs que les ombles de fontaine du lac Caribou. La structure de l'habitat est également déterminante de la diversification phénotypique, celle-ci étant fonction du nombre de niches qu'offre un lac (Hindar et Jonsson 1982; Malmquist *et al.* 1992; Robinson et Wilson 1994). Le lac Caribou, avec sa zone littorale peu développée, offre une diversité de niches réduites ne favorisant pas la diversification phénotypique. Nos résultats supportent l'hypothèse que la morphologie des lacs est un élément clé dans le développement de la spécialisation et du polymorphisme trophique.

## CONCLUSION

La faune parasitaire s'est avérée être l'indicateur le plus sensible des trois indicateurs utilisés. Même si les caractères morphologiques ont permis de distinguer les groupes, autant dans les comparaisons intra-lacs qu'inter-lacs, le taux de reclassement était plus élevé avec la faune parasitaire. L'analyse des contenus stomacaux n'a pas permis de distinguer les populations des deux lacs. L'utilisation d'une combinaison d'indicateurs qui agissent sur des échelles temporelles différentes permet, néanmoins, de mieux détecter les différences d'utilisation de l'habitat entre les individus d'une même ou de différentes populations. La faune parasitaire fournit des indices sur l'habitat et sur l'alimentation des individus. Toutefois, l'information qu'elle procure ne concerne que



les organismes qui servent d'hôtes intermédiaires ou définitifs. Les caractères morphologiques de leur côté, ne reflètent pas toujours les différences de d'utilisation de l'habitat entre les individus. Les divergences phénotypiques peuvent s'exprimer à travers des processus complexes qui suivent parfois des trajectoires inattendues; c'est ainsi que des spécialistes peuvent être présents dans une population sans que des différences morphologiques ayant une signification fonctionnelle soient détectées. McLaughlin *et al.* (1994) ont observé une spécialisation dans l'alimentation et le comportement d'ombles de fontaine alors qu'aucune différence morphologique n'était apparente. Par ailleurs, les nageoires pectorales de crapets arlequins dans l'étude de Robinson *et al.* (1993) et la hauteur du corps des ombles de fontaine du lac Baie des Onze Îles dans notre étude, variaient en suivant une orientation qui ne permettaient pas de conclure à une divergence adaptative. L'analyse des contenus stomacaux, quant à elle, est révélatrice d'un événement ponctuel et ne peut être considérée comme un indicateur fournissant des informations à long terme.

La spécialisation et le polymorphisme trophique sont des processus complexes qui font intervenir de nombreux facteurs. De nombreuses études ont démontré que les parasites ont la possibilité de modifier le comportement de leurs hôtes de façon à les rendre plus susceptibles à la prédation et favoriser ainsi leur transmission (Poulin *et al.* 1992; Lafferty et Morris 1996; Thomas *et al.* 1998). De plus, certains auteurs rapportent que des individus peuvent adopter un comportement particulier pour éviter d'être infesté (Poulin et Fitzgerald 1989). Il pourrait être intéressant dans des études ultérieures d'examiner comment les parasites, de par leur capacité de modifier le comportement de leur hôte, pourraient jouer un rôle dans la spécialisation.

## RÉFÉRENCES

- Aho, JM, et Kennedy, CR. 1984. Seasonal population dynamics of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder) from the River Swincombe, England. J. Fish Biol. 25 : 473-489.
- Arthur, JR. 1997. Recent advances in the use of parasites as biological tags for marine fish. Shariff, M, Subasinghe, RP, Arthur, JR, éditeurs. Diseases in Asian Aquaculture III. Fish Health Section. Asian Fisheries Society. 141-154.
- Awachie, JBE. 1968. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Muller, 1784) (Trematoda: Allocreadiidae). Parasitology. 55 : 307-324.
- Bailey, RE, et Margolis, L. 1987. Comparison of parasite fauna of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from southern British Columbian and Washington State lakes. Can. J. Zool. 65 : 420-431.
- Beckett, DC, Aartila, TP, et Miller, AC. 1992. Contrasts in density of benthic invertebrates between macrophytes beds and open littoral patches in Eau Galle Lake, Wisconsin. Am. Mid. Nat. 127 : 77-90.
- Bergeron, M, Marcogliese, DJ, et Magnan, P. 1997. The parasite faune of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in relation to lake morphometrics and the introduction of creek chub, *Semotilus atromaculatus*. Écoscience 4 : 427-436.

- Bérubé, M, et Curtis, MA. 1986. Transmission of *Diphyllbothrium ditremum* to Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in two subarctic Quebec lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 1626-1634.
- Bourke, P, Magnan, P, et Rodriguez, MA. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. J. Fish Biol. 51 : 783-794.
- Bourke, P, Magnan, P, et Rodriguez, MA. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. Evol. Ecol. 13 : 19-31.
- Bush, AO, Lafferty, KD, Lotz, JM, et Shostak, AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. J. Parasitol. 83 : 575-583.
- Cole, GA. 1955. An ecological study of the microbenthic fauna of two Minnesota Lakes. Am. Mid. Nat. 52 : 213-230.
- Dill, LM. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 398-408.
- Dorucu, M, Adams, CE, Huntingford, FA, et Crompton, DWT. 1995. How fish-helminth associations arise: an example from Arctic charr in Loch Rannoch. J. Fish Biol. 47 : 1038-1043.
- Dubois, N, Marcogliese, DJ, et Magnan, P. 1996. Effects of the introduction of white sucker, *Catostomus commersoni*, on the parasite fauna of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Can. J. Zool. 74 : 1304-1312.
- Due, TT, et Curtis, MA. 1995. Parasites of freshwater resident and anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Greenland. J. Fish Biol. 46 : 578-592.

- Dynes, J, Magnan, P, Bernatchez, L, et Rodriguez, MA. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*. J. Fish Biol. 54 : 955-972.
- Ehlinger, TJ, et Wilson, DS. 1988. Complex foraging polymorphism in bluegill sunfish. Proc. Natl. Acad. Sci. 85 : 1878-1882.
- Esch, GW, et Hazen, TC. 1982. Studies on the seasonal dynamics of *Crepidostomum cooperi* in the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata*. Proc. Helminthol. Soc. Wash. 49 : 1-7.
- Flemming, IA, Jonsson, B, et Gross, MR. 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed, and wild salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51 : 2808-2824.
- Frandsen, F, Malmquist, HJ, et Snorrason, SS. 1989. Ecological parasitology of polymorphic Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Thingvallavatn, Iceland. J. Fish Biol. 34 : 281-297.
- Futuyma, DJ, et Moreno, G. 1988. The evolution of ecological specialization. Ann. Rev. Ecol. Syst. 19 : 207-233.
- Gannon, JE. 1976. The effects of differential digestion rates of zooplankton by alewife, *Alosa pseudoharengus*, on determinations of selective feeding. Trans. Am. Fish. Soc. 105 : 89-95.
- Gatz, JAJ. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. Tulane Stud. Zool. Bot. 21 : 91-124.

- Hanson, JM, et Peters, RH. 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 : 439-445.
- Hare, GM, et Burt, MD. 1975. Abundance and population dynamics of parasites infecting Atlantic salmon (*Salmo salar*) in brook trout, New Brunswick, Canada. *J. Fish Res. Bd. Can.* 32 : 2069-2074.
- Hernandez, AD, et Muzzall, PM. 1998. Seasonal patterns in the biology of *Eubothrium salvelini* infecting brook trout in a creek in lower Michigan. *J. Parasitol.* 84 : 1119-1123.
- Hindar, K, et Jonsson, B. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, Western Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39 : 1030-1045.
- Hoffman, GL. 1967. Parasites of North American freshwater fishes. University of California Press. California.
- Horne, AJ, et Goldman, CR. 1994. Limnology. Deuxième édition. McGraw-Hill, Inc. USA.
- Hyslop, EJ. 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17 : 411-429.
- Jonsson, B, et Jonsson, N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr. *J. Fish Biol.* 58 ; 605-638.

- Kennedy, JR, et Burrough, R. 1977. The population biology of two species of eyefluke, *Diplostomum gasterostei* and *Tylodelphys clavata*, in perch. J. Fish Biol. 11 : 619-633.
- Knudsen, R. 1995. Relationship between habitat, prey selection and parasite infection in Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*). Nordic J. Freshw. Res. 71 : 333-344.
- Knudsen, R, Amundsen, P-A, et Klemetsen, A. 2003. Inter- and intra-morph patterns in helminth communities of sympatric whitefish morphs. J. Fish Biol. 62 : 847-859.
- Knudsen, R., Klemetsen, A, et Staldvik, F. 1996. Parasites as indicators of individual feeding specialization in Arctic Charr during winter in northern Norway. J. Fish Biol. 48 : 1256-1265.
- Knudsen, R, Kristoffersen, R, et Amundsen, PA. 1997. Parasites community in two sympatric morphs of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.) in northern Norway. Can. J. Zool. 75 : 2003-2009.
- Kolasa, K, et Curtis, M. 1995. Seasonal dynamics of helminth parasites in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from a lake resident population in northern Quebec, Canada. Nordic J. Freshw. Res. 71 : 345-351.
- Lacasse, S, et Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49 : 1001-1009.
- Lafferty, KD, et Morris, AK. 1996. Altered behavior of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts. Ecology. 77 : 1390-1397.

- Lyman, FE. 1943. Swimming and burrowing activities of mayfly nymphs of the genus *Hexagenia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 36 : 250-256.
- MacKenzie, KI. 1986. Parasites as indicators of host populations. *Int. J. Parasitol.* 17 : 345-352.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species; Ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45 : 999-1009.
- Magnan, P, et Fitzgerald, FJ. 1983. Age scalaire et otholite de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) : comparaison et interprétation des faux annuli. *Nat. Can.* 110 : 149-154.
- Magnan, P, Rodriguez, MA, Legendre, P, et Lacasse, S. 1994. Dietary variation in a freshwater fish species: relative contribution of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51 : 2856-2865.
- Malmquist, HJ, Snorrason, SS, Skulason, S, Jonsson, B, et Sandlund, OT. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *J. Anim. Ecol.* 61 : 21-35.
- Marcogliese, DJ, et Compana, S. 1999. Diplostomatid eye flukes in young-of-the-year and forage fishes in the St. Lawrence River, Quebec. *J. Aquat. Anim. Health* 11 : 275-282.
- Marcogliese, DJ, et Cone, DK. 1991. Importance of lake characteristics in structuring parasite communities of salmonids from insular Newfoundland. *Can. J. Zool.* 69: 2962-2967.

- Marcogliese, DJ, et Cone, DK. 1997. Food webs: a plea for parasites. *Trends Ecol. Evol.* 12 : 320-325.
- McLaughlin, R. 2001. Behavioural diversification in brook charr; adaptive responses to local conditions. *J. Anim. Ecol.* 70 : 325-337.
- McLaughlin, R, Ferguson, MM, et Noakes, DLG. 1999. Adaptive peaks and alternative foraging tactics in brook charr: evidence of short-term divergent selection for sitting-and-waiting and actively searching. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45 : 386-395.
- McLaughlin, R, et Grant, JWA. 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow- vs fast-running water. *Environ. Biol. Fishes* 39 : 289-300.
- McLaughlin, R, Grant, JWA, et Kramer, DL. 1994. Foraging movements in relation to morphology, water-column use, and diet for recently emerged brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in still-water pools. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51 : 268-279.
- Meyer, A. 1989. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. *Oecologia*. 80 : 431-436.
- Miller, MJ. 1942. Black spot disease of speckled trout. *Rev. Can. Biol.* 1 : 464-471.
- Moravec, F. 1971. On the life history of the nematode *Cystidicoloides tenuissima* (Zeder, 1800) in the River Bysrce, Czechoslovakia. *Folia Parasitol.* 18 : 107-112.



- Plante, C, et Downing, JA. 1989. Production of freshwater invertebrate populations in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46 : 1489-1498.
- Poulin, R, et Fitzgerald, GJ. 1989. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks. *Can. J. Zool.* 67 : 14-18.
- Poulin, R, Curtis, MA, et Rau, ME. 1992. Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda) on the behaviour of *Cyclops vernalis* (Copepoda) and its susceptibility to fish predators. *Parasitology.* 105 : 265-271.
- Power, G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In *Charrs. Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. (Balon, EK., ed.), pp. 141-203. The Hague: Dr. W. Junk.
- Proulx, R, et Magnan, P. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat. *Env. Biol. Fishes.* 64 : 127-136.
- Richardson, LR. 1937. Observations on the parasites of the speckled trout in Lake Edward, Quebec. *Trans. Am. Fish. Soc.* 66 : 343-356.
- Robinson, BW, et Parsons, KJ. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59 : 1819-1933.
- Robinson, BW, et Wilson, DS. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *Am. Nat.* 144 : 596-627.
- Robinson, BW, Wilson, DS, et Margosian, A. 2000. A pluralistic analysis of character release in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ecology.* 81 : 2799-2812.

- Robinson, BW, Wilson, DS, Margosian AS, et Lotito, PT. 1993. Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish. *Evol. Ecol.* 7 : 451-464.
- Sandeman, IM, et Pippy, JHC. 1967. Parasites of freshwater fishes (Salmonidae and Coregonidae) of insular Newfoundland. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24 : 1911-1943.
- Schluter, D. 1996. Ecological causes of adaptive radiation. *Am. Nat.* 148 (supplement) : S40-S64.
- Schluter, D, et McPhail, JD. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *Am. Nat.* 140 : 85-108.
- Service de la conservation des Ressources naturelles, Région du Québec. 1981. Parc national de la Mauricie. Synthèse et analyse des Ressources. Environnement Canada, Parcs Canada, Québec ; 2 volumes.
- Service de la conservation des Ressources naturelles. 1997. Parc national de la Mauricie. Environnement Canada, Parcs Canada, Québec.
- Skulason, S, et Smith, TB. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10 : 366-370.
- Smith, TB, et Skulason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians and birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27 : 111-133.
- Snorrason, SS, Skulason, S, Jonsson, B, Malmquist, HJ, Jonasson PM, Sandlund, OT, et Lindem, T. 1994. Trophic specialization in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces; Salmonidae): morphological divergence and ontogenetic niche shifts. *Biol. J. Linn. Soc.* 52 : 1-18.

- Sousa, WP, et Grosholz, ED. 1991. The influence of habitat structure on the transmission of parasites. Bell, SS, McCoy, ED, Mushinsky, HR, éditeurs. Dans : Habitat structure. The physical arrangement of objects in space. London, U. K. Chapman and Hall.
- Tabachnick, BG, et Fidell, LS. 2001. Using multivariate statistics. 4<sup>e</sup> édition. Allyn and Bacon. USA.
- Thomas, F, Renaud, F, et Poulin, R. 1998. Exploitation of manipulators: hitch-hiking as a parasite transmission strategy. Anim. Behav. 56 : 199-206.
- Thomas, JD. 1958. Studies on *Crepidostomum metoecus* (Braun) and *C. farionis* (Muller), parasitic in *Salmo trutta* L. and *S. salar* L. in Britain. Parasitology. 48: 336-352.
- Tremblay, S, et Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48 : 857-867.
- Venne, H, et Magnan, P. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions of young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. J. Fish Biol. 46 : 669-686.
- Webb, PW. 1982. Locomotor patterns in the evolution of actinopterygian fishes. Am. Zool. 22 : 329-342.
- Webb, PW. 1984. Form and function in fish swimming. Sci. Am. 251 : 72-82.
- Wetzel, RG. 1983. Limnology. Deuxième édition. Saunders, Philadelphie.

Wilson, DS, Muzzall, PM, et Ehlinger, TJ. 1996. Parasites, morphology and habitat use in bluegill sunfish. *Copeia* 2 : 348-354.

## ANNEXE A

### 1. PHYLUM : ACANTHOCEPHALA

#### 1.1 Ordre : Echinorhynchidea

##### 1.1.1 Famille : Echinorhynchidae

##### 1.1.1.1 Genre : *Echinorhynchus*

Les adultes de ce phylum sont des parasites de vertébrés, spécialement de poissons. Leur stade larvaire se déroule à l'intérieur d'invertébrés. Pour les acanthocéphales dont l'hôte définitif est un poisson, l'hôte intermédiaire est habituellement un amphipode.

Le cycle de vie est semblable pour l'ensemble de ce phylum. Une fois ingéré par l'hôte intermédiaire, l'œuf éclôt et libère un acanthor. Celui-ci se développe dans les tissus de l'invertébré et se transforme en acanthella qui s'enkyste dans son hôte. La forme enkystée, nommée cystacanthé, ainsi que l'acanthella, sont tous les deux infectieux pour l'hôte définitif (Anderson et Strelive 1989).

##### *Echinorhynchus lateralis*

Le cycle de vie de ce parasite était peu connu encore en 1995 (Kolasa et Curtis 1995). Un hôte intermédiaire connu est l'amphipode *Hyaella azteca* (Richardson 1937; Marcogliese et Cone 1991). Il y a très peu d'informations disponibles sur les patrons saisonniers. Richardson (1937) avait observé que *E. lateralis* était présent dans des ombles de fontaine qu'il avait capturés au début de l'été et que ce parasite était abondant même chez les jeunes de l'année. Ces poissons, âgés à peine d'un mois, étaient déjà infestés par des vers pour la plupart petits et immatures. Une augmentation de l'abondance de vers juvéniles a également été observée entre l'automne et le printemps, chez l'omble chevalier au nord du Québec, indiquant qu'il y a transmission du parasite alors que le lac est encore recouvert de glace (Kolasa et Curtis 1995).

- Pathologie

Ce parasite pourrait causer des lésions de la paroi intestinale (Hare et Frantsi 1974).

### 2. PHYLUM : NEMATODA

#### 2.1 Classe : Nematoda

##### 2.1.1 Ordre : Spiruridea

##### 2.1.1.1 Famille : Spiruridae

##### 2.1.1.1.1 Genre : *Sterliadochona*

Selon les espèces, les nématodes ont des cycles de vie directs, ne nécessitant pas d'hôtes intermédiaires, ou indirects, requérant la présence d'un hôte intermédiaire pour compléter le cycle vital. Le développement consiste en quatre stades larvaires, chacun étant séparé d'une mue de la cuticule suivie d'une période de croissance.

#### *Sterliadochona ephemeridarum*

*Sterliadochona ephemeridarum* a un cycle de vie indirect. L'hôte définitif est un Salmonidae et l'hôte intermédiaire est une nymphe d'éphémère de genre ou d'espèce différents selon les localités. Les hôtes intermédiaires étaient *Habroleptoides modesta*, *Ephemera* sp. et *Habrophlebia lauta* en Tchécoslovaquie (Moravec 1971a; 1971b), *Leptophlebia marginata* en Angleterre (Aho et Kennedy 1984) et *Hexagenia recurvata* ainsi que *Polymitarcys* sp. au Québec (Choquette 1955).

*Sterliadochona ephemeridarum* n'a pas de stade à l'état libre. Les adultes sont dans l'estomac du poisson, l'hôte définitif. Les femelles gravides pondent des œufs qui sont libérés dans l'eau en même temps que les fèces du poisson, puis ingérés par les nymphes d'éphémères à l'intérieur desquelles ils éclosent. Une larve mue deux fois à l'intérieur de la nymphe pour atteindre le troisième stade. Le nématode devient alors infectieux pour le poisson qui se nourrit de nymphes infestées. La rapidité du développement des larves est directement reliée à la température de l'eau. Les larves d'une même génération ne se développent toutefois pas toutes au même rythme (Choquette 1955; Moravec 1971a; De et Moravec 1979). À 13 – 15 °C, le troisième stade est atteint de 24 à 52 jours après l'infestation. La présence d'une petite quantité de larves dans le corps de la nymphe ne l'empêchera pas de compléter ses métamorphoses. Par conséquent, les imagos ailés peuvent eux aussi être une source d'infestation pour les poissons qui s'en nourrissent (Moravec 1971a).

- Patrons saisonniers

Les patrons saisonniers de prévalence, d'intensité et de maturation sont dépendants des conditions locales de température et des caractéristiques démographiques saisonnières des hôtes intermédiaires et définitifs. Par conséquent ces patrons peuvent différer d'une région à l'autre tel que le démontrent les études de Moravec (1971b), Hare et Burt (1975) et Aho et Kennedy (1984) (Fig. 1).

Moravec (1971b) a observé un déclin important de l'incidence de l'infestation en août et septembre en Tchécoslovaquie. Quant à l'intensité moyenne de l'infestation, il y a eu trois diminutions importantes au cours de la période d'échantillonnage, soit en août-début septembre, en novembre-décembre, puis en février-mars (Figure 1). Les femelles gravides étant présentes seulement de mai à juillet puis de septembre à octobre, Moravec conclut que dans cette région, *S. ephemeridarum* aurait deux générations par année.

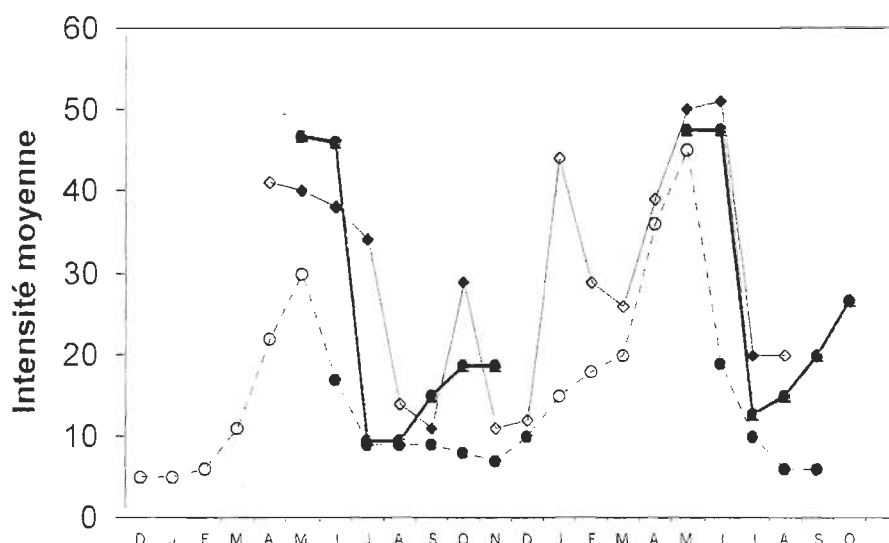


Figure 1: Variation mensuelle de l'intensité moyenne d'infestation par *Sterliadochona ephemeridarum* dans des truites brunes en Tchécoslovaquie (◇—◇ Moravec, 1971b) et en Angleterre (o-----o Aho et Kennedy, 1984) ainsi que dans de jeunes saumons atlantiques au Nouveau-Brunswick (o----o Hare et Burt, 1975). Les cercles et les losanges noirs indiquent les mois où la présence de femelles gravides a été observée.

Hare et Burt (1975) au Nouveau-Brunswick ont observé un patron semblable (Figure 1) avec une incidence et intensité de l'infestation particulièrement élevées au printemps, une chute de l'intensité d'infestation en été, puis une augmentation de l'intensité avec l'arrivée de l'automne. Un déclin de l'intensité d'infestation été également observé en été en Angleterre, par Aho et Kennedy (1984). Il n'y a toutefois pas eu d'augmentation à l'automne.

En ce qui a trait aux patrons de maturation du parasite, Hare et Burt (1975) mentionnent que les femelles gravides étaient présentes à tous les mois où l'échantillonnage a eu lieu, de mai à novembre, mais leur nombre était plus important en mai, juin et novembre. Ce patron est semblable à celui observé par Moravec (1971b) avec la présence de femelles gravides du printemps à l'automne sauf en août. Pendant les mois d'hiver, de janvier à avril, il n'y a pas eu de femelles gravides autant en Angleterre (Aho et Kennedy, 1984) qu'en Tchécoslovaquie (Moravec 1971b).

- Longévité et pathologie

Selon Moravec (1971b) les nématodes *S. ephemeridarum* adultes seraient expulsés du poisson deux fois par année alors que Aho et Kennedy (1984) ainsi que Hare et Burt (1975) considèrent *S. ephemeridarum* comme étant un parasite annuel. Ces

différences peuvent s'expliquer par des différences de vitesse de développement du parasite dans des régions n'ayant pas le même climat (Hare et Burt 1975). La température pourrait agir indirectement sur le parasite en modifiant la condition physiologique de l'hôte et par conséquent, sa sensibilité à l'infestation (Aho et Kennedy 1984).

Le nématode pourrait entraîner la mort des nymphes d'éphémères dans le cas d'une infestation trop sévère (Choquette 1955, Moravec 1971a).

- Relation infestation/âge

Hare et Burt (1975) n'ont pas observé de tendance en ce qui a trait à la relation âge du poisson et incidence/intensité de l'infestation. Cependant Aho et Kennedy (1984) ont obtenu des résultats différents : la prévalence et de l'intensité de l'infestation sont devenues plus importantes au fur et à mesure que le poisson vieillissait.

### 3. PHYLUM : PLATYHELMINTHES

#### 3.1 Classe : Cestoda

##### 3.1.1 Ordre : Pseudophyllidea

##### 3.1.1.1 Famille : Amphicotylidae

##### 3.1.1.1.1 Genre : *Eubothrium*

##### *Eubothrium salvelini*

L'hôte définitif est un poisson et un seul hôte intermédiaire est requis. Les femelles gravides sont localisées dans l'intestin du poisson. Dans une femelle, les œufs ne sont pas tous au même stade de développement. Certains contiennent des coracidium (larve, ou oncosphère, entourée de l'embryophore) plus développés que d'autres. Les œufs sont expulsés en même temps que les fèces du poisson. Après ingestion de l'œuf par un copépode, l'oncosphère se transforme en procercoïde puis continue son développement jusqu'à ce qu'il atteigne le stade infectieux pour le poisson (Vik 1963; Boyce 1974). Le temps nécessaire pour atteindre ce stade dépend de la température. Il est d'environ 30 jours à 10°C alors qu'à une température supérieure le développement sera accéléré (Boyce 1974). Le taux d'infestation des copépodes est généralement de un ou deux vers par copépode mais occasionnellement 3 ou 4 (Boyce 1974). Lorsqu'un poisson consomme un copépode infesté, le procercoïde se développe en pléroceroïde et continue son développement jusqu'à ce qu'il atteigne le stade adulte.

Les hôtes intermédiaires seraient des copépodes du genre *Cyclops* (Vik 1963; Smith 1973; Boyce 1974). Boyce (1974) a essayé d'infester des copépodes de genres différents et a réussi seulement avec *Cyclops scutifer*, *Diacyclops thomasi*, *C. vernalis*.



- Patrons saisonniers

On n'observe pas de patrons saisonniers en ce qui a trait à la prévalence et l'abondance de *E. salvelini*. On observe toutefois un patron commun dans différentes régions géographiques en ce qui a trait à la maturité des vers. À Terre-Neuve (Sandeman et Pippy 1967), en Colombie-Britannique (Boyce 1974), en Norvège (Kennedy 1978) et au Michigan (Hernandez et Muzzall 1998), les vers matures sont plus abondants du début de l'été à la mi-été alors que la quantité d'immatures est à son maximum à la fin de l'été. Il y a présence de femelles gravides dans les poissons à tous les mois de l'année, mais de façon plus importante en été. Il y a également présence d'immatures à toute les saisons (Boyce 1974; Kennedy 1978; Hernandez et Muzzall 1998). Au nord du Québec Kolasa et Curtis (1995) ont observé une augmentation du nombre d'immatures de l'hiver à l'automne indiquant qu'il y aurait transmission du parasite même sous la glace. Kennedy (1978) est arrivé à la même conclusion après avoir trouvé des plerocercoides dans les ombles chevaliers capturés en mai sous la glace.

- Longévité et pathologie

Les opinions sont partagées quant à la durée de vie de ce parasite. D'après les patrons saisonniers de maturation observés, Sandeman et Pippy (1967) croient qu'il vivrait à peine un an alors qu'Hoffmann (1967) suggère qu'il pourrait vivre environ 3 mois. Suite à une étude réalisée sur des jeunes saumons sockeye, *Oncorhynchus nerka*, en Colombie Britannique, Smith (1973) est demeuré incertain quant à la durée de vie de ce cestode. Selon lui, cette durée de vie serait de toute évidence inférieure à celle suggérée par Hoffmann et serait peut-être de 24-26 mois.

*Eubothrium salvelini* pourrait être pathogène pour le poisson. Une infestation sévère pourrait affecter la condition physique du poisson et diminuer sa résistance au stress (Smith 1973; Kolasa et Curtis 1995).

- Relations infestation/ âge, infestation/sexe

La prévalence (Kennedy 1978; Muzzall 1993) et l'intensité de l'infestation (Kennedy 1978; Hernandez et Muzzall 1998) étaient significativement corrélées avec la taille de l'hôte.

Aucune différence significative de prévalence et d'intensité d'infestation n'a été observée entre les sexes (Muzzall 1993; Hernandez et Muzzall 1998).

### 3.2 Classe : Trematoda : Digenea

Les Trematoda Digenea des poissons appartiennent à deux catégories : (1) ceux dont l'hôte définitif est le poisson dans lequel ils développent leurs œufs qui seront libérés dans l'environnement pour continuer leur cycle de vie et (2) ceux qui pénètrent dans le poisson, se transforment en métacercaires, et y demeurent jusqu'à ce que le poisson soit consommé par l'hôte définitif (Hoffman 1967). Leur développement passe par une phase asexuée qui débute lorsque les œufs, relâchés dans l'eau en même temps

que les fèces de l'hôte définitif, éclosent et libèrent des miracidia ciliés. Le développement ne peut se poursuivre que si les miracidia pénètrent dans un mollusque dans lequel ils se transforment en sporocystes-mère. Les cellules germinales se développent par la suite en rédies ou en sporocystes-fille. Le développement des rédies ou des sporocystes-fille en cercaires marque le début de la phase sexuée. Les cercaires s'échappent alors du mollusque et pour atteindre l'hôte suivant (Olsen 1974).

### 3.2.1 Famille : Allocreadiidae

#### 3.2.1.1 Genre : *Crepidostomum*

L'hôte définitif est un poisson. Le premier hôte intermédiaire est un bivalve Sphaeriidea duquel s'échappent les cercaires. Une fois libérés du mollusque, les cercaires de *C. farionis* peuvent vivre jusqu'à 5 jours à 8°C avant de trouver leur prochain hôte, un arthropode, dans lequel ils pénètrent et s'enkystent pour se transformer en métacercaires. Le cycle de vie est complété lorsqu'un poisson consomme l'arthropode infesté (Awachie 1968).

#### *Crepidostomum farionis*

Le premier hôte intermédiaire a été identifié en Angleterre comme étant *Pisidium* spp. (Brown 1927; Thomas 1958; Awachie 1968) et à l'occasion *Sphaerium corneum* (Brown 1927; Thomas 1958). Le pourcentage d'infestation est faible, entre 3 et 10% chez les adultes, et les jeunes ne sont pas parasités (Brown 1927)

Comme deuxième hôte intermédiaire on a rapporté la larve et l'imago de *Ephemera danica* (Brown 1927) ainsi que *Gammarus pulex* (Baylis 1931; Awachie 1968). Baylis (1931) a observé un taux d'infestation d'environ 5% chez *G. pulex* avec une intensité d'un ver par individu alors qu'Awachie (1968) a observé jusqu'à 150 vers dans un gammare. Il semble y avoir une flexibilité quant à l'espèce d'arthropode pouvant servir de deuxième hôte intermédiaire. Due et Curtis (1995) ont retrouvé des *C. farionis* dans des ombles chevaliers du Groendland et de l'Islande alors que les éphéméroptères et amphipodes sont absents de ces régions. Toutefois, bien que *C. farionis* semble pouvoir se satisfaire de diverses espèces d'arthropodes comme deuxième hôte, il serait toujours dépendant d'un Sphaeriidea comme premier hôte (Awachie 1968)

- Patrons saisonniers

En Angleterre l'essaimage de la cercaire à partir du mollusque débute en avril et se poursuit de façon intensive jusqu'en juillet. Il diminue progressivement par la suite pour cesser vers la fin octobre (Brown 1927; Thomas 1958).

Dans le poisson, Thomas (1958) et Awachie (1968) en Angleterre, ainsi que Hare et Burt (1975) au Nouveau-Brunswick ont observé que l'intensité du parasite diminuait considérablement en été et commençait à augmenter avec l'arrivée de l'automne, cette augmentation se poursuivant jusqu'au printemps suivant. Hare et Burt attribuent cette

augmentation au fait que le poisson se nourrit principalement de larves d'éphéméroptères pendant cette période de l'année. De plus, suite à ses observations, Awachie croit que le parasite n'arrive pas à s'établir dans le poisson lorsque la température de l'eau est supérieure à 10°C ce qui expliquerait que, malgré le fait qu'il y ait présence de cercaires dès la fin du printemps, on n'observe pas d'acquisition du parasite dans le poisson avant l'automne.

- Longévité et pathologie

La vie de *C. farionis* serait de courte durée, probablement d'un an (Thomas 1958; Awachie 1968; Hare et Burt 1975). Ce parasite ne semble pas avoir d'effet pathogène sur le poisson (Thomas 1958).

- Relation infestation/âge, infestation/sexes :

Thomas (1958 ; 1964) a observé que l'intensité et l'incidence du parasite ont augmenté avec l'âge du poisson chez les truites brunes, *Salmo trutta*, et chez le saumon atlantique, *S. salar*. Ce résultat serait attribuable au fait que les plus gros poissons ont besoin d'une plus grande quantité de nourriture et sont par conséquent susceptibles de consommer une plus grande quantité d'hôtes infestés. Awachie (1968) quant à lui a observé une augmentation de l'incidence et de l'intensité de *C. farionis* chez les truites brunes jusqu'à ce qu'elles atteignent l'âge de 4 ans. Lorsque les poissons sont devenus plus vieux, il y a eu déclin du taux d'infestation ce qu'il explique par le fait que les plus grosses truites modifient leur alimentation et deviennent plus carnivores. Hare et Burt (1975) n'ont toutefois pas observé de différences d'infestation entre les classes d'âge et entre les sexes.

#### *Crepidostomum cornutum*

Les premiers hôtes intermédiaires connus sont *Sphaerium* spp. (Cheng 1960; Hoffman 1967) et *Musculium* sp. (Hoffman, 1967). L'écrevisse serait le deuxième hôte intermédiaire (Hoffman 1967). Chez les écrevisses, l'infestation peut être aussi élevée que 25 métacercaires par hôte (Cheng 1960).

#### *Crepidostomum cooperi*

Les premiers hôtes intermédiaires connus sont *Sphaerium* spp. (Hazen et Esch 1977; Esch *et al.* 1986) et *Pisidium* spp. (Choquette 1954; Hazen et Esch 1977; Esch *et al.* 1986).

Au Michigan, *Hexagenia limbata* (Esch et Hazen 1982; Esch *et al.* 1986) et *Hyaella azteca* (Hazen et Esch 1977) ont été rapportés en tant que deuxièmes hôtes intermédiaires. Au Québec, on rapporte *H. recurvata* et *Polymitarcys* sp., avec des taux d'infestation de 80% et 20% respectivement (Choquette 1954).

- Patrons saisonniers

Le patron saisonnier de *C. cooperi* au Gull Lake, Michigan, diffère de celui observé pour *C. farionis* en Angleterre et au Nouveau-Brunswick. Au Gull Lake, la période d'essaimage des cercaires débute en juin et continue au moins jusqu'en août et peut-être même plus tard dans la saison (Hazen et Esch 1977; Esch et Hazen 1982). Le parasite est présent dans les poissons de mai à septembre mais en est absent pendant l'hiver (Esch et Hazen 1982). Ce patron est semblable à celui rapporté par Cannon (1972) au Parc Algonquin, en Ontario, qui a observé que *C. cooperi* avait une incidence maximum à la mi-été chez la perchaude, *Perca flavescens*. Selon Esch et Hazen (1982), pendant l'hiver ce parasite serait présent seulement dans les hôtes intermédiaires.

- Relations infestation/âge, infestation/sexes:

Il y a une relation positive entre l'intensité de l'infestation et la taille des hôtes intermédiaires *H. azteca* (Hazen et Esch 1977 ; Esch et Hazen 1982) et *H. limbata* (Esch et Hazen 1982). Cannon (1972) n'a pas observé d'augmentation d'infestation avec l'âge chez la perchaude.

Chez *H. limbata* la prévalence de métacercaires était plus élevée chez les subimagos femelles que chez les mâles pendant 14 des 16 années qu'a duré l'étude d'Esch et al. (1986). Cannon (1972) n'a pas observé de différences d'infestation entre les sexes chez la perchaude.

### 3.2.2 Famille : Diplostomatidae

#### 3.2.2.1 Genre : *Tylodelphys*

Le premier hôte intermédiaire est un gastéropode. En Angleterre, le premier hôte intermédiaire de *T. clavata* était *Lymnea peregra*, le deuxième hôte intermédiaire était le grand brochet, *Esox lucius*, et la perchaude, *Perca flavescens*. L'hôte définitif était un grèbe, *Podiceps cristatus* (Kennedy et Burrough, 1977). Dans le cas de *Tylodelphys podicipina*, le premier hôte intermédiaire était une autre espèce d'escargot, *Physa fontinalis* (Kennedy 1987) et ce parasite serait spécifique à la perchaude (Wooten 1974 ; Kennedy 1987). L'hôte définitif était encore le grèbe (Kennedy 1987).

- Patrons saisonniers

Dans l'étude de Kennedy et Burrough (1977) la période où l'infestation par *T. clavata* était la plus élevée chez les perchaudes était à la fin de l'été, en août et septembre. Il y a eu par la suite une perte du parasite de novembre à avril puis une nouvelle période d'infestation moins importante au printemps. Dans le cas de *T. podicipina*, il y a eu également une période d'essaimage des cercaires au printemps et une autre plus importante en automne (Kennedy 1987). Au Québec, Marcogliese *et al.* (2001) ont observé une augmentation de l'abondance de *T. scheuringi* entre mai et juin dans des perchaudes 1+. Elle est demeurée stable, par la suite, jusqu'en octobre.

- Longévit  et pathologie

*T. clavata* pourrait survivre plus d'un an dans le poisson (Wooten 1974) ou pourrait  tre un parasite annuel (Kennedy et Burrough 1977). *T. podicipina* ne survivrait pas plus de deux ans (Kennedy 1987). Ces deux esp ces ne semblent pas avoir d'effets pathog nes importants, m me chez les poissons fortement infest s (Wooten 1974). *T. scheuringi* a probablement une dur e de vie courte puisqu'il ne s'accumule pas dans le poisson d'une ann e   l'autre (Marcogliese *et al.* 2001)

- Relation infestation/ ge

*T. podicipina* semble pouvoir infester seulement les jeunes de l'ann e. Par cons quent son abondance d cline rapidement d s que le poisson atteint un an (Wooten 1974 ; Kennedy 1987). Wooten (1974) aurait observ  une augmentation de l'infestation avec l' ge chez *T. clavata* alors que Burrough (1978) a observ  que l'infestation  tait plus importante chez les jeunes poissons. Pour *T. scheuringi*, Marcogliese *et al.* (2001) ont observ  que l'infestation  tait plus  lev e chez les perchaudes 0+ que chez les 1+.

### 3.2.3 Famille : Heterophyidae

#### 3.2.3.1 Genre : *Apophallus*

L'h te d finitif est un oiseau piscivore. Les  ufs du parasite sont lib r s dans l'eau en m me temps que les f ces de l'oiseau. Les  ufs s'accumulent dans le substrat, surtout pr s de la rive, et peuvent  tre consomm s par diverses esp ces d'escargots. Au Qu bec, le d veloppement ne se compl terait qu'  l'int rieur de l'esp ce *Amnicola limosa* (Miller 1942). La larve s'y d veloppe et se multiplie pour produire des milliers de cercaires qui sortent du mollusque de fa on r guli re et nagent librement dans l'eau. Une fois lib r es, les cercaires doivent entrer en contact avec le poisson   l'int rieur de 24 heures sinon ils meurent (Miller 1942).

- Patrons saisonniers

Les nouvelles g n rations d'*A. limosa* apparaissent   la fin mai et en juin. Les escargots sont graduellement infest s pendant l' t . C'est par cons quent en septembre et octobre qu'on retrouve le plus haut taux de transmission du parasite. Certains escargots peuvent aussi survivre   l'hiver, devenant un r servoir de cercaires qui peuvent commencer   infester les truites d s le printemps. La temp rature de l'eau doit toutefois  tre d'au moins 7 C pour qu'il y ait essaimage des cercaires (Miller 1942).

- Pathologie

Johnson et Dick (2001) ont observ  qu'une forte infestation par *Apophallus brevis* entra nait une r duction de la croissance et une augmentation de la mortalit  de jeunes perchaudes, *Perca flavescens*.

#### 4. PHYLUM : ARTHROPODA

##### 4.1 Classe : Crustacea

##### 4.1.1 Sous-classe : Copepoda

##### 4.1.1.1 Ordre : Lerneopodidea

##### 4.1.1.1.1 Genre : *Salmincola*

##### *Salmincola edwardsii*

Ce parasite a un cycle de vie direct, nécessitant un seul hôte auquel il reste attaché toute sa vie. Il est habituellement fixé aux branchies mais on les retrouve également sur d'autres parties du corps du poisson telles les nageoires ou la bouche. La fertilisation débute environ 3 semaines après que le copépode se soit fixé à un hôte. Le mâle, beaucoup plus petit que la femelle, meurt peu après la copulation. La femelle, quant à elle, continue de vivre. Deux sacs se développent sur son corps. Ils contiennent des embryons qui se développent en nauplius, métanauplius puis en copépodites prêts à être libérés dans l'eau. Une fois relâchés, les copépodites nagent et partent activement à la recherche d'un hôte sur lequel ils pourront se fixer (Fasten 1913; 1921). Chaque femelle produit deux séries de jeunes après quoi elle meurt (Savage 1935). On a longtemps cru que le stade infectieux des copépodites n'excédait pas deux jours et que ceux-ci ne pouvant vivre plus longtemps sans être attaché à un hôte (Fasten 1921; Kabata et Cousens 1973). Conley et Curtis (1993) ont toutefois démontré que le temps de survie et les activités de nage des copépodites sont dépendants de la température. À 8 °C, les copépodites peuvent survivre jusqu'à 29 jours et nager jusqu'à 17 jours après leur libération dans l'eau alors qu'à 20 °C ils ne peuvent survivre plus de 8 jours après l'éclosion et ne peuvent plus nager après 6 jours. Après s'être fixé au poisson, le copépodite passe par quatre stades chalimus puis atteint le stade adulte (Kabata et Cousens 1973). *S. edwardsii* est un ectoparasite de l'omble de fontaine mais on l'a aussi observé chez d'autres salmonidés (Hoffman 1967).

- Patrons saisonniers

La majorité des études portant sur *S. edwardsii* ayant été réalisées en laboratoire (Fasten 1913; Conley et Curtis 1993; Poulin *et al.* 1990; Poulin *et al.* 1991a; Poulin *et al.* 1991b), peu d'observations sur les patrons saisonniers de son cycle de vie ont été rapportées. Cependant, les travaux réalisés in situ par Amundsen *et al.* (1997) sur une population d'ombles chevaliers du lac Takvatn en Norvège révèlent un patron saisonnier dans l'abondance de ce parasite. Pendant les huit années qu'a duré l'étude, l'abondance de *S. edwardsii* était à son maximum en hiver et à son minimum au printemps, tout de suite après la fonte des neiges. Elle augmentait peu à peu au cours de l'été puis plus rapidement en novembre/décembre avec l'arrivée de la glace sur le lac. Elle restait stable par la suite pendant tout l'hiver. Ces résultats laissent supposer qu'il y aurait un haut taux de mortalité du parasite à la fonte des neiges, probablement peu après qu'il y ait eu éclosion et libération des jeunes, et que d'autres éclosions auraient lieu tout au cours de l'été.

- Longévité et pathologie

Ce parasite a une vie de courte durée. Le temps requis pour compléter le cycle de vie est d'environ 8 à 10 semaines (Savage 1935).

Dans des conditions d'élevage, le taux d'infestation peut être élevé et causer des dommages importants aux poissons mais en milieu naturel il est généralement peu abondant et aurait un impact négligeable (Fasten 1921). Hare et Frantsi (1974) ont toutefois observé en milieu naturel des signes de nécrose au niveau de l'épithélium des branchies, attribuable à la présence de *S. edwardsii*.

- Relations infestation/âge, infestation/sexes:

Les poissons plus âgés sont plus gros et offrent une plus grande surface sur laquelle les copépodites peuvent se fixer. De plus il y a plus d'eau qui circule près de leurs branchies augmentant ainsi les chances de contact (Poulin *et al.* 1991a). Conséquemment, les poissons plus âgés sont généralement plus parasités que les jeunes (Fasten 1921; Savage 1935; Hare et Frantsi 1974; Black 1982; Amundsen *et al.* 1997). Black (1982) et Amundsen *et al.* (1997) n'ont pas observé de différences d'infestation entre les sexes.

- Habitat fréquenté

Selon Fasten (1913 ; 1921) ce copépode se déplacerait dans la colonne d'eau suivant un patron simple ; étant attiré par la lumière, il se déplacerait vers la surface de l'eau pendant la journée et migrerait vers le fond pendant la nuit. Cependant les expériences réalisées en laboratoire sur des ombles de fontaine ont démontré que les déplacements de ce parasite étaient plutôt induits par différents stimuli extérieurs reliés au comportement de l'hôte. Ils passeraient ainsi la plus grande partie de leur temps près du fond, remontant vers la surface seulement de façon sporadique lorsqu'ils ne sont pas stimulés par des signaux annonçant la présence d'un hôte potentiel à proximité et plus fréquemment lorsqu'il y a des stimuli mécaniques ou visuels induits par un poisson (Poulin *et al.* 1990). Les copépodites vivraient près du fond, dans les eaux peu profondes de la zone littorale (Amundsen *et al.* 1997)